

ETUDE POLYGRAPHIQUE ET PHYLOGENIQUE DES ETATS DE SOMMEIL

THÈSE

PRÉSENTÉE

A LA FACULTÉ DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE DE LYON

et soutenue publiquement le 20 Décembre 1963

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR EN MÉDECINE

PAR

Marcel KLEIN

Elève de l'Ecole du Service de Santé Militaire

Né le 15 Juillet 1934, à PIBLANGE (Moselle)



LYON

Imprimerie BOSC Frères
42, quai Gailleton, 42

—
1963

ETUDE POLYGRAPHIQUE ET PHYLOGENIQUE DES ETATS DE SOMMEIL

THÈSE

PRÉSENTÉE

A LA FACULTÉ DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE DE LYON

et soutenue publiquement le 20 Décembre 1963

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR EN MÉDECINE

PAR

Marcel KLEIN

Elève de l'Ecole du Service de Santé Militaire

Né le 15 Juillet 1934, à PIBLANGE (Moselle)



LYON

Imprimerie BOSC Frères
42, quai Gaillon, 42

1963

PERSONNEL DE LA FACULTE

Doyens honoraires M. J. LEPINE, Membre de l'Institut.
M. H. HERMANN, Correspondant de l'Institut
Doyen M. J.-F. CIER.
Assesseurs MM. M. LEVRAT et L. REVOL.

Professeurs Honoraires : MM. COLLET, GUIART, PATEL, LEPINE, TRILLAT, MOURIQUAND,
MAZEL, GARIN, GATE, MARTIN, GABRIELLE, SANTY, DUCLOS, GUILLEMINET,
HERMANN, ROCHET.

PROFESSEURS

Clinique urologique MM.	CIBERT.	Clinique traumatologique des membres MM.	CREYSEL.
Physique biologique	PONTHUS (dét. à Bey- routh).	Clinique carcinologique ..	DARGENT.
		Anatomie pathologique ..	GUICHARD.
Clinique neuro-psychiatri- que et hygiène mentale	DECHAUME.	Pathologie générale et ex- périmentale	GIRARD Paul.
Chimie organique et toxi- cologie	CHAMBON.	Anatomie	LATARJET.
Clinique chirurgicale B ..	WERTHEIMER.	Pathologie chirurgicale ..	PEYCELON.
Clinique médicale B	PAUPERT- RAVAULT.	Thérapeutique	GIRARD Marcel.
			VACHON.
Clinique et prophylaxie cardio-vasculaires	FROMENT.	Pathologie médicale	
Clinique médicale C	CROIZAT.	Physio-pathologie des voies respiratoires	GALY.
Chimie biologique et médi- cale	ENSELME.	Radiologie	PAPILLON.
Clinique chirurgicale A ..	MAJLET-GUY.	Clinique des maladies in- fectieuses	JEUNE.
Pharmacie galénique	REVOL.	Hydrologie thérapeutique, climatologie et écologie sociale	GONIN.
Clinique gynécologique ..	POLLOSSON.	Bactériologie	MONNET.
Clinique obstétricale	PIGEAUD.	Physiologie et pathologie obstétricales	BANSSILLON.
Médecine du travail	BOURRET.	Physiologie B	CHATONNET.
Clinique médicale A	LEVRAT.	Clinique endocrinologique.	GUINET.
Hygiène et action sanitaire et sociale	SOHIER.	Clinique de chirurgie or- thopédique	TRILLAT.
Botanique et cryptogamie.	NETIEN.	Clinique stomatologique .	FREIDEL.
Clinique chirurgicale C ..	BERTRAND.	Clinique de chirurgie et d'orthopédie infantiles .	MARION Joseph.
Chimie analytique phar- maceutique	BADINAND.		
Pharmacie chimique et pharmacologie	DREVON.	Matière médicale et légis- lation pharmaceutique .	DORCHE.
Médecine légale et déonto- logie	ROCHE.	Histologie et embryologie.	DUMONT Louis.
Parasitologie et pathologie exotique	COUDERT.	Chimie	PERROT.
Clinique d'oto-rhino-laryn- gologie et d'audio-pho- nologie	MOUNIER- KUHN.	Physiologie A	CIER J.-F.
Clinique ophtalmologique .	PAUFIQUE.	Thérapeutique chirurgicale et chirurgie opératoire.	PERRIN J.
Clinique de dermatologie, syphiligraphie et aller- gologie	THIERS.	Clinique de chirurgie car- diaque	MICHAUD Pierre.
Clinique de pneumo-phti- siologie	BRUN.	Clinique médicale infantile et hygiène du premier âge	X...
		Biologie médicale et phar- macodynamie	X...

PROFESSEURS A TITRE PERSONNEL

Physique nucléaire appliquée à la médecine	MM.	BERGER.
Bactériologie		BERTOYE.
Neuro-chirurgie		MANSUY.
Chimie pharmaceutique		COLLET.
Clinique de pédiatrie		SARROUY.
Climatologie		LACROIX.
Clinique chirurgicale propédeutique		LIARAS.
Neuro-chirurgie		LECUIRE.
Médecine générale		REVOL.
Thérapeutique chirurgicale		GOINARD.

PROFESSEURS SANS CHAIRE

Parasitologie	MM. ROMAN.
Pharmacie chimique et pharmacologie	CIER André.
Anatomie pathologique	FEROLDI.
Physique biologique	MORET.

MAITRES DE CONFERENCES AGREGES TITULAIRES

Chimie biologique	MM. CREYSSEL Roger	Pathologie expérimentale	MM. JOUVET.
Hygiène	THIVOLET.	Médecine générale et thé-	
Parasitologie	GARIN.	rapeutique	LEJEUNE.
Electro-radiologie	PINET.	Stomatologie	de MOURGUES F.
Botanique et cryptogamie	ODDOUX.	Maladies infectieuses	NAUSSAC.
Chimie analytique	de SOLLIER.	Chirurgie générale	REBOUILLAT.
Médecine du travail	TOLOT.	Pédiatrie	ROMAGNY.
Médecine générale	DESPIERRES.	Médecine générale	DELAHAYE J.P.
Neuro-psychiatrie	GUYOTAT.	Anesthésiologie	DELEUZE R.
Chirurgie générale	DESCOTES.	Electroradiologie diagnostic et thérapeutique	GIRAUD M.
Physique biologique	PEYRIN.	Anesthésiologie	MICHEL.
Anatomie pathologique	TOMMASI.		
Electro-radiologie	BUFFARD.		

MAITRES DE CONFERENCES AGREGES STAGIAIRES

Anatomie	MM. DUROUX.	Chimie analytique	MM. MALLEIN.
Thérapeutique	BRETTE.	Hygiène	RIFFAT.
Anatomie	BOUCHET.	Biologie médicale et phar-	
Hématologie	FAVRE-GILLY.	macodynamie	FAUCON.
Histologie et embryologie	GIROD.	Physiologie	FLANDROIS.
Chimie biologique	GRAS.	Bactériologie	VIALIER- RAYNARD.

AGREGES EN EXERCICE

Obstétrique	MM. BURTHIAULT.	Chirurgie générale	MM. SAUBIER.
Pédiatrie et puériculture	FRANÇOIS.	Neuro-psychiatrie	SCHOTT.
Oto-rhino-laryngologie	GIGNOUX.	Neuro-chirurgie	ALLEGRE.
Chirurgie générale	GUILLEMIN.	Electro-radiologie	CHASSARD.
Chirurgie générale	JAUBERT-	Orthopédie	FAYSSE.
	DE-BEAUJEU.	Oto-rhino-laryngologie	GAILLARD.
Chirurgie générale	MARION Pierre.	Médecine générale	GARDE.
Médecine générale	PLAUCHU.	Ophthalmologie	HUGONNIER.
Médecine générale	PONT.	Pneumo-phtisiologie	KALB.
Chirurgie générale	SAUTOT.	Médecine générale	LARBRE.
Médecine générale	TRAAGER.	Chirurgie générale	MARET.
Médecine générale	VIGNON.	Médecine générale	MORNEX.
Ophthalmologie	BONAMOUR.	Médecine générale	NORMAND.
Médecine légale	COLIN.	Médecine générale	PERRIN André.
Dermatologie	COLOMB.	Pédiatrie et puériculture	BETHENOD.
Chirurgie générale	de MOURGUES	Stomatologie	DUMAS.
	Georges.	Médecine générale	FRIES.
Médecine générale	DEVIC.	Obstétrique	GARMIER.
Obstétrique	DUMONT	Médecine générale	LAMBERT.
	Martial.	Chirurgie générale	MICHOULIER.
Urologie	DURAND.	Médecine générale	NOEL.
Chirurgie générale	FRANCILLON.	Médecine générale	ROBERT.
		Orthopédie	SCHNEPP.

EXAMINATEURS DE LA THESE

Président : H. HERMANN ; *Assesseurs* : MM. CHATONNET,
JOUVET et FLANDROIS.

La Faculté de Médecine de Lyon déclare que les opinions émises dans les dissertations qui lui sont présentées doivent être considérées comme propres à leurs auteurs et qu'elle n'entend leur donner ni approbation, ni improbation.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

A MA FEMME

A MES PARENTS

En témoignage de ma reconnaissance et de mon affection filiale.

A MES BEAUX-PARENTS

A MA SŒUR, A MES FRÈRES

A MES TANTES

SŒUR CLAIRE-MARIE

SŒUR MARIE-DES-ANGES

A MA FAMILLE

A MES AMIS

A NOTRE PRESIDENT DE THESE

Monsieur le Professeur H. HERMANN

Doyen honoraire de la Faculté de Médecine et de Pharmacie de Lyon

Membre de l'Académie de Médecine

Membre correspondant de l'Institut

Commandeur de la Légion d'Honneur

Commandeur de l'Ordre des Palmes Académiques

Croix de guerre 1914-1918.

C'est un grand honneur qu'il nous fait en acceptant de présider notre jury. Nous avons eu le privilège de suivre son enseignement universitaire et d'être accueilli avec bienveillance dans son laboratoire.

Qu'il veuille trouver ici l'hommage de notre gratitude et de notre profond respect.

A NOS JUGES

A Monsieur le Professeur J. CHATONNET

Docteur Es-Sciences

Notre intérêt pour la Neurophysiologie est né à ses cours de Physiologie Nerveuse de 2^e année. Nous lui exprimons notre reconnaissance et nos remerciements pour l'accueil qu'il nous a toujours réservé.

A notre Maître, Monsieur le Professeur Agrégé M. JOUVET

Il nous a accueilli avec bienveillance dans son unité de recherches. Nous lui devons de connaître l'un des domaines les plus passionnants de la Physiologie. Il nous a appris les premières notions de Neurophysiologie et nous a fait bénéficier de ses méthodes, de son expérience, de sa rigueur scientifique, de son dynamisme et de ses bienveillantes critiques au cours des deux années passées sous sa direction. Il nous a inspiré ce travail et nous a suivi dans sa réalisation.

Qu'il nous soit permis de lui témoigner notre admiration et notre profonde gratitude.

A Monsieur le Médecin-Commandant R. FLANDROIS

Professeur Agrégé de Physiologie

Nous le remercions de l'intérêt et de l'attention qu'il a portés à notre travail en acceptant de le juger.

A NOS AMIS DU LABORATOIRE

Madame le Docteur D. JOUVET

Attachée de Recherches au C.N.R.S.

Mademoiselle H. FOND

Aide Technique du C.N.R.S.

Mademoiselle Cl. PELEN

Histologiste

Monsieur M. JEANNEROD

Interne des Hôpitaux

Monsieur F. MICHEL

Attaché de Recherches au C.N.R.S.

Monsieur J. MOURET

Monsieur J.-L. VALATX

Monsieur P. VIMONT-VICARY

Nous les remercions de l'aide qu'ils
nous ont apportée dans nos travaux
expérimentaux et dans nos enregis-
tements.

A Monsieur le Médecin Général-Inspecteur BORON

Professeur Agrégé du Val-de-Grâce

*Directeur de l'Ecole du Service de Santé Militaire
et de l'Hôpital Militaire d'Instruction Desgenettes*

A Monsieur le Médecin-Colonel CAMELIN

Professeur Agrégé du Val-de-Grâce

*Médecin-Chef de l'Hôpital Militaire d'Instruction Desgenettes
Sous-Directeur de l'Ecole du Service de Santé Militaire*

A Monsieur le Médecin Lieutenant-Colonel CAUSSE

Spécialiste des Hôpitaux Militaires
Chef du Service de Neuro-Psychiatrie
de l'Hôpital Militaire d'Instruction Desgenettes

Une année passée dans son service
nous a permis de nous initier à la
Neuro-Psychiatrie, et de bénéficier de
son enseignement clinique.

Nous le prions de croire à l'expres-
sion de notre attachement et de notre
gratitude.

A Monsieur le Médecin-Commandant RAMEL

Neuro-Psychiatre des Hôpitaux Militaires

A Monsieur le Médecin Commandant QUINOT

Assistant des Hôpitaux Militaires

A Messieurs les Médecins-Capitaines

JOLY, DE TOFFOL, TOURETTE

Assistants des Hôpitaux Militaires

A NOS MAITRES DE LA FACULTE DE MEDECINE
ET DES HOPITAUX DE LYON
ET DE L'HOPITAL MILITAIRE D'INSTRUCTION
DESGENETTES

INTRODUCTION

Il est aujourd'hui généralement admis qu'il existe au moins deux « états » de sommeil chez les Mammifères :

Le sommeil « lent » des classiques (Rheinberger et Jaspers, 1937 ; Hess, 1933 ; Loomis et al., 1938 ; Kleitman, 1939) caractérisé par la présence de fuseaux et d'ondes *lentes* corticales et sous-corticales.

Le sommeil « rapide » où prédomine une activité *rapide* corticale avec présence de mouvements des yeux (activated sleep : Dement, 1958) et une abolition totale du tonus postural (Jouvet et al., 1959).

Selon les auteurs, les relations entre ces deux états de sommeil ne seraient pas les mêmes. Pour certains, ce sont deux phénomènes totalement différents ; d'autres considèrent qu'il n'y a qu'un seul état de sommeil au cours duquel existeraient des phases de « profondeur » différente.

Ces deux états peuvent cependant être dissociés par des lésions déterminées et par des drogues.

L'étude ontogénique a également permis de retrouver cette dissociation.

Cette étude ontogénique entreprise par Mme D. Jouvet et al. (1961) et par notre camarade, le Docteur J.-L. Valatx (1963) montre qu'à la naissance, chez le chaton, la phase rapide du sommeil précède le sommeil lent. Il n'existe à ce stade qu'une seule forme de sommeil : le « sommeil sismique » qui évolue au 15^e jour vers la phase rapide du sommeil de l'adulte.

Le sommeil calme apparaît progressivement et les ondes lentes caractéristiques de cet état chez l'adulte ne sont enregistrées chez le chaton qu'à partir du 22^e jour. Il n'existe donc pas à la naissance de différenciations E.E.G. entre le comportement de veille et de sommeil. L'activité rapide E.E.G. au cours du « sommeil sismique » se différencie à partir du 8^e

jour. Au 15^e jour, elle présente tous les caractères de la phase rapide du sommeil de l'adulte : activité rapide à 20-25 c/s de bas voltage (20-30 μ V) continue pendant toute la durée de cette phase.

La durée des phases rapides du sommeil est analogue à celle de l'adulte, vers le 8^e jour. Le pourcentage élevé (40 à 50 %) n'est dû qu'à la brièveté des intervalles.

L'activation corticale d'éveil chez le chaton est brève (supérieure à 1 mn). Elle devient tonique (supérieure à 1-2 mn) vers l'âge de six semaines.

Le sommeil semble être une loi de la nature et semble exister également à tous les niveaux de la chaîne évolutive, depuis les êtres les plus primitifs, jusqu'aux Mammifères. Or, selon une conception classique, on a tendance à croire qu'un organisme phylogéniquement moins évolué est plus simple. Cependant, la propriété de réagir aux variations du monde environnant semble acquise à toute matière vivante, mais s'affirme par des manifestations de plus en plus spécifiques à mesure que l'on s'élève dans l'échelle animale.

Nous nous sommes proposé dans ce travail de situer et de dissocier au cours de l'évolution, le moment de la différenciation des états de sommeil selon la conception actuelle.

Cette dissociation peut-elle être confirmée et retrouvée aux divers échelons de l'évolution, rejoignant ainsi l'étude ontogénique ? Ou bien, l'étude phylogénique est-elle totalement différente de celle de l'ontogénèse ?

Cette étude veut aussi comparer l'évolution des états de sommeil chez des organismes à métabolismes et systèmes nerveux différents.

Elle s'intègre dans une suite de thèses réalisées à l'Institut de Physiologie de la Faculté de Médecine de Lyon et traitant des problèmes du sommeil :

Mme D. Jouvet (1962) : la Phase Rhombencéphalique du Sommeil. Ses rapports avec l'activité onirique.

F. Michel (1962) : le problème neurophysiologique du sommeil chez l'animal.

B. Pellin (1960) : Sommeils et « Comas ».

J.-L. Valatx (1963) : Ontogénèse des différents états de sommeil.

Nous rapportons dans cette étude trois ordres de travaux :

1° Des données recueillies dans la littérature, relatives aux états de sommeil chez les Invertébrés et Vertébrés Inférieurs, chez le Lapin, chez le Singe, chez les Ruminants et les Equidés.

2° Des données issues du laboratoire, relatives aux états de sommeil chez le Chat, le Chaton, l'Agneau et l'Homme.

3° Des travaux personnels effectués chez le Rat, le Raton, les Oiseaux et la Tortue.

Le plan de ce travail reproduira l'évolution phylogénique, et nos résultats personnels y seront intégrés.

PLAN

I. — Rappel des Aspects Polygraphiques du sommeil physiologique chez le Chat

II. — Le sommeil chez les Invertébrés

- a) *Turbélariés*,
- b) *Crustacés*,
- c) *Mollusques*
- d) *Insectes*.

III. — Le sommeil chez les Vertébrés inférieurs

- 1° POISSONS,
- 2° BATRACIENS,
- 3° REPTILES.

Etude polygraphique chez la Tortue.

— Matériel - Méthodes.

— Résultats de l'étude comportementale et polygraphique.

— Discussion.

IV. — Etude polygraphique du sommeil chez les Oiseaux

— MATÉRIEL - MÉTHODES.

— RÉSULTATS DE L'ÉTUDE COMPORTEMENTALE ET POLYGRAPHIQUE.

- a) chez le Poussin,
- b) chez l'Embryon de Poulet,
- c) chez l'Oiseau adulte.

— DISCUSSION.

V. — Etude du sommeil chez les Ruminants

— Adulte : Chèvre.

— Jeune : Agneau.

VI. — Etude du sommeil chez les Equidés : Ane

VII. — Etude polygraphique du sommeil chez les Rongeurs

A) RATS :

1° Matériel - Méthodes.

2° Résultats.

3° Etude du sommeil chez le Raton.

B) LAPIN.

VIII. — Etude du sommeil chez les Carnivores

CHIEN.

IX. — Etude du sommeil chez les Primates

1° SINGE :

a) Macaque.

b) Chimpanzé.

2° HOMME.

X. — Discussion générale

XI. — Conclusions

CHAPITRE PREMIER

I. — RAPPEL DES ASPECTS POLYGRAPHIQUES DU SOMMEIL PHYSIOLOGIQUE CHEZ LE CHAT

Le chat constitue en expérimentation neuro-physiologique le matériel idéal, en raison des facilités de manipulation et de son habitude rapide aux conditions expérimentales. Son penchant naturel au sommeil lorsqu'il se trouve isolé au calme et la fixité des structures nerveuses supérieures sont particulièrement propices à l'étude du sommeil et à l'investigation stéréotaxique.

L'enregistrement polygraphique chronique du chat intact a permis de mettre en évidence deux « états » de sommeil (Jouvet, 1958, 1959, 1960) :

1° *Un état de sommeil lent*, précédé d'un stade d'endormissement, déjà reconnu par les classiques et marqué par l'apparition de fuseaux sur le cortex, le diencephale et la formation réticulée mésencéphalique. Cet état est caractérisé par la présence d'ondes lentes à 2-4 c/s au niveau des structures cortico-diencephalo-mésencéphaliques.

L'animal présente une posture de sommeil avec relâchement des membranes nictitantes qui recouvrent les yeux en myosis. L'activité électro-myographique des muscles de la nuque diminue, alors que la respiration est régulière et que le rythme cardiaque se ralentit.

2° *La « phase paradoxale »* (Jouvet et al., 1959) ou « *rhombencéphalique* » (Jouvet, 1960) fait toujours suite à un état de sommeil lent. Elle apparaît brusquement, caractérisée par une activité cortico-méso-diencephalique de bas voltage identique à celle de la veille. Une activité de pointes monophasiques parfois groupées en fuseaux à 6-8 c/s, de haut voltage, apparaît

en même temps au niveau de la formation réticulée pontique (F.R.P.).

Cette phase s'accompagne toujours d'une disparition complète de l'activité électro-myographique (E.M.G.) des muscles de la nuque. Au cours de cet état, la posture de l'animal est celle du sommeil avec disparition du tonus postural et relâchement des membranes nictitantes (M.N.) recouvrant les pupilles, qui sont en myosis. Les globes oculaires présentent des mouvements de bascule et sont animés de mouvements rapides et de secousses nystagmiformes. Il peut exister fréquemment, des mouvements des vibrisses et des secousses brèves des mâchoires, des pattes ou de la queue.

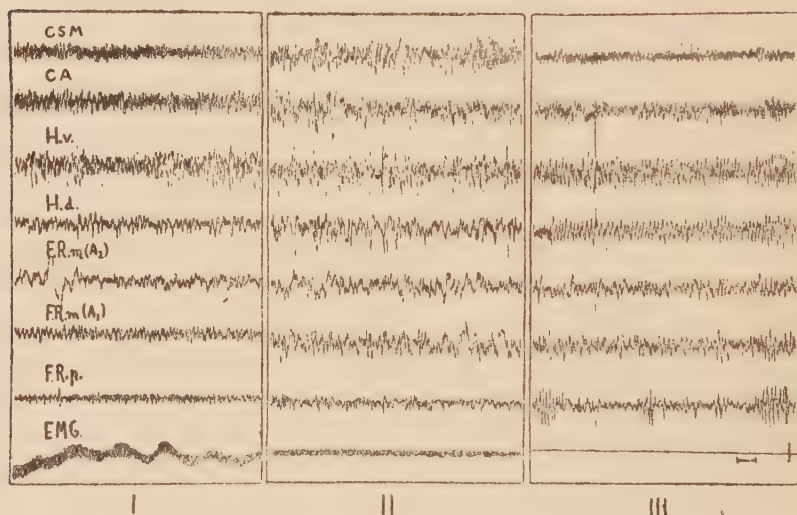


FIGURE I
Chat intact chronique

I. Eveil ; II. Sommeil lent ; III. « Phase Rhombencéphalique » avec apparition de fuseaux au niveau de la F.R. pontique (F.R.P.) ; activité rythmique au niveau de l'hippocampe dorsal et disparition de toute activité E.M.G.

Hv, Hd : Hippocampe ventral, dorsal.

F.R.m. : F.R. Mésencéphalique.

C.S.M., C.A. : Cortex sensori-moteur et acoustique.

Cal. : 1 seconde, 50 microvolts.

Les modifications végétatives sont caractéristiques par l'irrégularité du rythme respiratoire et l'accélération, ou plus fréquemment, le ralentissement du rythme cardiaque. Le seuil

d'éveil par stimulation auditive, ou par stimulation directe de la formation réticulée mésencéphalique est nettement élevé par rapport au stade d'ondes lentes (O.L.). Cet état dure 5 à 6 minutes et se répète périodiquement toutes les 20 à 30 minutes au cours du sommeil comportemental. Le pourcentage par rapport à l'enregistrement est en moyenne de 20 %. Par rapport au sommeil comportemental, il est de 30 à 40 %.

II. — LES STRUCTURES

1° Le stade du sommeil lent nécessite le cortex pour l'apparition d'ondes lentes corticales et sous-corticales

Les structures nerveuses responsables de ces deux états de sommeil sont différentes (Jouvet, 1959).

Il persiste cependant un sommeil comportemental analogue au sommeil lent, chez l'animal décortiqué. A l'heure actuelle, les structures responsables de cet état comportemental ne sont pas délimitées avec précision et ont fait l'objet de récentes discussions (Aspects Anatomo-fonctionnels de la Physiologie du Sommeil (colloque du C.N.R.S., Lyon, 1963).

2° La phase rapide du sommeil

Les structures responsables de cet état sont situées au niveau du pont (partie postérieure du nucleus pontis oralis et antérieure du caudalis). *Elles sont suffisantes*, car les animaux porteurs d'une section en avant de ces structures continuent à présenter les manifestations somato-végétatives périphériques de la phase rapide du sommeil ; *elles sont nécessaires*, car une coagulation élective à ce niveau (Jouvet, 1960) entraîne une disparition complète de cet état de sommeil.

Les phénomènes somato-végétatifs d'accompagnement caractéristiques de la phase rapide du sommeil s'expliquent par la mise en jeu de la formation réticulée inhibitrice ponto-bulbaire (Magoun, 1960) qui contrôle le tonus musculaire. A ce niveau se situent également les centres respiratoires et

cardio-vasculaires dont la mise en jeu explique les variations caractéristiques des rythmes respiratoire et cardiaque.

CONCLUSION.

Il est donc possible de mettre en évidence chez le chat deux « états » de sommeil : l'un s'objective par des ondes lentes corticales et sous-corticales, l'autre associe une activité rapide corticale, une disparition totale du tonus musculaire et des manifestations somato-végétatives (mouvements rapides des yeux et variations cardio-respiratoires).

Ces deux états sont sous la dépendance de deux systèmes hypniques différents :

1° *Un système où le télencéphale joue un rôle important* entrerait en jeu au cours de l'endormissement (fuseaux) et au cours du sommeil lent (ondes lentes).

Ce stade télencéphalique pourrait représenter un stade acquis au cours de la télencéphalisation et traduirait en quelque sorte un « néo-sommeil ».

2° *Le système rhombencéphalique* est seul responsable de la phase rapide du sommeil. Cet état particulier de sommeil existe seul chez le chat chronique mésencéphalique, ne possédant que la partie archaïque de l'encéphale. Il pourrait donc être assimilé à un « archéo-sommeil ».

En tenant compte de ces deux états électro-comportementaux de sommeil, nous admettrons comme « Phase Rhombencéphalique » du sommeil un état particulier du système nerveux caractérisé par :

1. Une activité cérébrale analogue à celle de l'éveil ;
2. Une atonie totale des muscles de la nuque ;
3. Des phénomènes phasiques particuliers n'apparaissant qu'au cours de cet état : mouvements rapides des yeux et mouvements des extrémités ;
4. Des manifestations végétatives : irrégularité du rythme respiratoire et en général ralentissement du rythme cardiaque.

Ces critères sont artificiels. L'étude ontogénique des états de sommeil montre que, dans certains cas, on ne les retrouve pas tous. Mais pour affirmer l'existence de la « Phase Rhombencéphalique », on doit exiger la présence de trois sur quatre, à condition qu'ils apparaissent au cours d'un état de sommeil.

CHAPITRE II

LE SOMMEIL CHEZ LES INVERTEBRES

Il semble difficile de déceler des oscillations importantes de l'activité chez un grand nombre d'animaux des espèces inférieures. La seule ressource physiologique qui permette une approche aux problèmes du sommeil chez ces espèces reste l'étude comportementale de l'animal dans son milieu naturel.

De nombreux auteurs rapportent des observations aussi nombreuses que variées et pittoresques sur les états de sommeil des Invertébrés, mais ils semblent tous s'être heurtés à la difficulté de définir les critères d'éveil durant les périodes de repos ou d'immobilité, souvent prolongées, que présentent certains de ces animaux des espèces inférieures.

1° Les Protozoaires

Le groupe très particulier des protozoaires ne semble pas présenter des états de repos ou d'inactivité pouvant être assimilés au sommeil. Les organismes unicellulaires, même les plus évolués, comme les Infusoires, présentent une activité contractile permanente durant tout le nycthémère (Hodge et Aikins, 1895 ; Janssens, 1920).

2° Les Métazoaires

Chez les métazoaires, par contre, une activité diphasique dans le comportement semble apparaître. A l'activité contractile succède, durant quelques secondes, des phases brèves de repos sans qu'une abolition de l'excitabilité puisse être mise en évidence.

Evoquer la possibilité et l'existence d'états de sommeil chez ces animaux semble hasardeux et difficilement contrôlable d'une manière objective, bien qu'une périodicité nette dans le comportement ait été observée chez un grand nombre d'espèces de ce groupe.

Une rythmicité et des alternances nettes de repos et d'activité ont pu être observées chez des animaux littoraux (Patelles, Convulta, Littorine) (Pieron, 1913). Si l'activité paraît alors réduite chez ces espèces, soumises au balancement des marées, les variations dans le comportement semblent modelées par les modifications rythmiques des conditions de milieu. Il s'agit essentiellement d'un repos comportemental bref et non de sommeil.

3° Les Turbélariés

Pearl (1903) a signalé l'existence en dehors de toute périodicité cosmique, d'états de repos prolongés avec relâchement musculaire et inexcitabilité relative chez des vers et des planaires d'eau douce. Les mêmes observations ont été faites par Pieron (1913) chez les Limnées, sans qu'une périodicité de ces états de repos ait cependant pu être établie.

4° Les Crustacés

Les crustacés présentent, durant la nuit, des états d'immobilité fréquents et parfois prolongés. Ces états sont facilement mis en évidence chez les homards, les langoustes et les crevettes. Ils sont particulièrement importants dans leur durée chez les crabes oxyrhynques, mais principalement durant le jour.

Il apparaît difficile d'assimiler à des états de sommeil, même rudimentaire, ces états de repos. Pieron (1913), admet la possibilité de périodes de sommeil chez certains crustacés, alors qu'elles semblent faire défaut chez d'autres.

5° Les Mollusques

Parmi les mollusques, ce sont les Céphalopodes très proches des Vertébrés qui offrent des exemples d'états de sommeil analogues à celui des Mammifères.

Etudié par Lafont (1870), le Poulpe présente un comportement de sommeil quotidien avec immobilité, hypoexcitabilité, rétrécissement pupillaire et ralentissement important de la fréquence des mouvements respiratoires. Leur fréquence peut diminuer de 32 à 13 par minute.

Il en est de même du Calmar, chez lequel, en plus des changements de couleur notés par Verril (1897), au cours du sommeil, le ralentissement des mouvements respiratoires est également net (45 à 32 par minute), bien que moins prononcé que chez le Poulpe.

6° Les Insectes

Chacun peut noter le repos nocturne de la mouche domestique. Ces observations peuvent s'étendre à d'autres Hyménoptères.

Selon Fabre (1902), Perrier (1906), Pictet (1904), il semble que les Insectes puissent présenter des états de sommeil analogues à ceux des Vertébrés Supérieurs.

— Les papillons diurnes s'endorment à 17-18 heures et se réveillent tard, à 9-10 heures du matin.

— Les papillons nocturnes apparaissent vers 21-22 heures et se rendorment à 5-6 heures du matin.

Ils présentent, tout comme les libellules, un sommeil d'environ 16 heures.

Fabre évoque également la somnolence des Empuses ; il a particulièrement étudié les positions de sommeil des Ammophiles, Anthidies et Eumènes. Ces positions de sommeil ne semblent pas être obligatoirement des positions de repos. Il n'y a pas de relâchement musculaire chez le hanneton qui maintient ses élytres rapprochées et d'autres comme « l'*Ammophila holoserica* », adoptent durant leur repos une position

nécessitant une contraction musculaire intense, en restant rigides et les pattes repliées, accrochées par leurs mandibules perpendiculairement à un support.

Mac Cook (selon Pieron), rapporte une observation intéressante. Au cours de ses études sur les mœurs des fourmis moissonneuses du Texas, il a noté la durée du sommeil des ouvrières qui serait de 3 heures et durant lequel « *se produisent des mouvements automatiques des pattes à intervalles assez réguliers et des frissons d'antennes* ». Il semble, par ailleurs, que chez les fourmis il n'y ait pas de sommeil de tout le nid, alors que chez les abeilles, il existe un sommeil universel de toute la ruche.

Chez d'autres insectes, le « *Dixipus morosus* » (Piéron, 1913), la position de sommeil n'est prise que le jour et implique une rigidité extrême de l'animal qui reste immobile en adoptant l'aspect d'un rameau inerte ; ce mimétisme lui permet de se confondre avec la branche sur laquelle il se fixe par deux griffes.

Cependant, ce mimétisme morphologique, constaté également chez les papillons, ainsi que les périodes d'immobilité complète et d'inexcitabilité apparente disparaissent à l'obscurité continue. Il est alors aussi difficile de mettre en évidence des périodes d'immobilité complète que des phases de grande activité, comme il en existe la nuit lorsque le *Dixipus* est soumis aux alternances du nyctémère.

DISCUSSION

Ces faits semblent infirmer la réalité du sommeil chez les Insectes, car les états de repos apparent peuvent être expliqués par des effets directs de l'obscurité ou du froid et surtout par l'absence de sensations visuelles nécessaires aussi bien aux Hyménoptères qu'aux Coléoptères.

S'il paraît exister des oscillations de l'activité sensorimotrice sans rapport avec le sommeil, on est tout de même tenté d'inclure dans un tel état les périodes comportementales de repos prolongé que présentent les Fourmis chez lesquelles aucun facteur influent du milieu ne semble pouvoir être invoqué.

Tous les états intermédiaires de cessation plus ou moins complète de l'activité sensori-motrice semblent être en rapport avec l'adaptation nocturne ou diurne. La complexité de l'organisation et le degré d'adaptation fonctionnelle peuvent ainsi expliquer l'existence de ces états de sommeil incontestable chez les Hyménoptères sociaux et les Céphalopodes, Invertébrés physiologiquement très proches des Vertébrés.

De là, extrapoler et considérer les mouvements spontanés et automatiques que présentent les Fourmis au cours de leur sommeil comme étant en connexion avec le rêve ou assimilables aux manifestations périphériques de la P.R.S. des Mammifères, semble une entreprise hasardeuse.

CHAPITRE III

LE SOMMEIL CHEZ LES VERTEBRES INFERIEURS

1° Les Poissons

Tout comme chez les Insectes nocturnes, il ne semble pas que les poissons à activité nocturne, tels les congres et les vives, présentent un sommeil périodique, car chez certains (les mulets), l'activité musculaire et natatoire est permanente durant le nycthémère, avec persistance de l'excitabilité sensori-motrice.

Il a, par contre, été observé des états de sommeil chez les poissons à mœurs diurnes, où, à l'activité diurne succédait l'immobilité nocturne avec hypo-excitabilité lumineuse et même tactile (Boulenger, 1910 ; Moebius, 1867 ; Piéron, 1913). Une excitation suffisamment intense provoque le réveil et la reprise de l'activité spontanée.

Etudiés en aquarium, les poissons restent immobiles sur le fond ou se collent la nuit (comme le « *Gobius Niger L.* ») contre les parois grâce aux nageoires qui se comportent comme des ventouses. Tout comme chez les Céphalopodes, il a été noté au cours de ces états de repos et de sommeil apparent, une diminution de un tiers de la fréquence des mouvements respiratoires de l'opercule branchiale, de même qu'un changement de coloration chez certaines espèces. Un mimétisme morphologique a été particulièrement reconnu chez le « *Sténotomus chrysops* » qui, la nuit, revêt une livrée couleur bronze, coupée de six bandes noires horizontales le différenciant peu du sol. D'autres, tels les poissons plats, dorment couchés sur le côté, enfouis dans le sable. Certaines positions originales ont pu être observées fortuitement : le poisson flotte, immobile, à la surface, les nageoires dorsales sortant de l'eau ; il présente alors une respiration ralentie.

2° Les Batraciens

Chez les batraciens, l'existence d'états de sommeil paraît incontestable. Les Tritons sortent de l'eau pour adopter une attitude de repos, les yeux clos, durant la nuit et ne reprennent une activité d'éveil qu'au lever du jour. Certains tritons palmés se collent contre les parois de l'aquarium et, durant ces phases de repos, présentent un seuil d'excitabilité sensori-motrice élevé, car il faut des stimuli tactiles lumineux ou auditifs intenses pour provoquer le réveil.

Les observations de Piéron (1913) chez la grenouille et la rainette ont montré que cette dernière, à mœurs nocturnes, présentait durant le jour des phases d'immobilité et de repos. Au cours de ces périodes, l'animal pouvait être soit éveillé, avec persistance de l'excitabilité sensori-motrice, soit présenter un état de sommeil ou de somnolence avec occlusion de la paupière inférieure et hypo-réactivité aux stimuli tactiles et lumineux.

L'observation du comportement de la grenouille (*Rana temporaria*) est, selon Piéron, moins aisée en raison de l'immobilisation en attitude de guet que provoquent les stimuli. Cependant, durant la nuit, de 21 heures à 7-8 heures du matin, elle adopte une posture de sommeil avec occlusion palpérale.

La grenouille semble donc présenter un état de sommeil nocturne prolongé, alors que la rainette, au cours des phases d'immobilité diurne, présenterait plutôt des périodes de sommeil bref et irrégulier.

3° Les Reptiles

Les reptiles présentent un sommeil constant et périodique. On peut le constater chez les Chéloniens, chez les Ophidiens, chez les Sauriens et chez les Crocodiliens.

Etude polygraphique du sommeil chez la Tortue

En raison des états comportementaux d'immobilité et de repos prolongés constatés chez les Reptiles, en particulier chez les lézards et les crocodiles, nous nous sommes proposés de vérifier chez cette espèce l'existence d'états de sommeil correspondant à la phase rapide du sommeil des Mammifères.

1° MATERIEL — METHODES

Nous avons consacré cette étude aux Chéloniens. Ce genre constitue en expérimentation chronique un matériel idéal en raison de son caractère inoffensif et du peu d'encombrement qu'il entraîne. Notre étude a porté sur 3 tortues terrestres adultes, pesant 380, 300 et 280 grammes (*T. marginata* Schöpper).

Après extraction de la tête de la carapace et fixation solide, elles ont été implantées selon les méthodes couramment utilisées au laboratoire. Après anesthésie locale à la xylocaïne, les écailles furent enlevées au niveau de la tête. Une incision longitudinale découvrait la voûte osseuse, recouverte en arrière par l'insertion des muscles du cou, qui furent réclinés.

L'implantation chronique utilisait de fines électrodes en acier inoxydable, fixées avec de la résine acrylique, après légère trépanation de l'os. Quatre électrodes étaient ainsi fixées au niveau des régions antéro-latérales et postéro-latérales du crâne. Deux autres électrodes, fixées sur le pourtour des orbites, tentaient de recueillir les variations de potentiel produites par d'éventuels mouvements des yeux. Après incision latérale de la peau du cou, deux électrodes fixées dans les masses musculaires permettaient d'enregistrer leur activité électro-myographique. L'électro-cardiogramme était dérivé à partir d'une électrode fixée extemporanément au niveau de la face interne de l'une des pattes postérieures.

La fixation des électrodes au niveau de la voûte crânienne ne posait en elle-même aucune difficulté, mais s'avérait longue en raison de l'hémorragie fréquente de sang rouge-brun, qu'entraînait la désinsertion des masses musculaires. L'assèchement de l'os est en effet un facteur essentiel de la fixation solide de la résine acrylique (Fortacryl).

Des enregistrements pluri-quotidiens ont été effectués en cage insonorisée (4 h par jour en moyenne), durant plusieurs semaines, ainsi que plusieurs enregistrements de nuit, après que l'animal ait été branché sur l'Onirographe (Jouvet, 1962).

2° RESULTATS DE L'ETUDE COMPORTEMENTALE ET POLYGRAPHIQUE

L'observation met en évidence un comportement polyphasique chez la tortue.

a) UN ÉTAT D'ÉVEIL : caractérisé par une activité ambulatoire dont la lenteur est bien connue. Les déplacements de l'animal se font dans un périmètre réduit et ne semblent pas motivés par des conduites alimentaires. L'animal a les yeux ouverts et la tête et le cou sortent de la carapace ; tout stimulus auditif ou nociceptif entraîne immédiatement le retrait et le refuge de ses organes sous la carapace. Ils sont, en plus, protégés par l'adduction des pattes antérieures. Dans nos conditions expérimentales, le refuge complet de la tête était impossible, car il était entravé par la prothèse acrylique venant buter contre la carapace.

Au point de vue polygraphique (fig. 2 : A), cet état est caractérisé par une activité irrégulière à 11-13 c/s de faible amplitude (12 à 15 μ V), accompagnant une activité électromyographique importante de haute fréquence et de grande amplitude (150 μ V), qui s'intensifie lors des mouvements respiratoires. Le rythme cardiaque est de 25 à 30 par minute. Le rythme respiratoire (1 à 3 mouvements par minute) s'enregistre à la fois sur l'électro-myogramme et sur l'électro-cardiogramme, car la tortue a une respiration active entretenue par les mouvements des pattes antérieures.

La durée de cet état d'éveil électro-comportemental est en moyenne de 20 à 25 % du temps d'enregistrement.

b) UN ÉTAT DE SOMNOLENCE OU D'ENDORMISSEMENT : au déplacement succède rapidement un repos comportemental durant lequel la tortue semble reposer sur la face inférieure de sa carapace. La baisse du niveau de vigilance est difficile à affirmer, bien que l'attitude soit celle d'un comportement de sommeil. L'animal, immobile durant toute cette période, a les

yeux fermés, la tête et le cou légèrement relâchés, reposant sur la margelle antérieure de la carapace. Aucun mouvement des yeux n'est visible. L'animal reste cependant réactif aux stimuli audio-visuels et répond immédiatement par un retrait de la tête et l'ouverture des paupières.

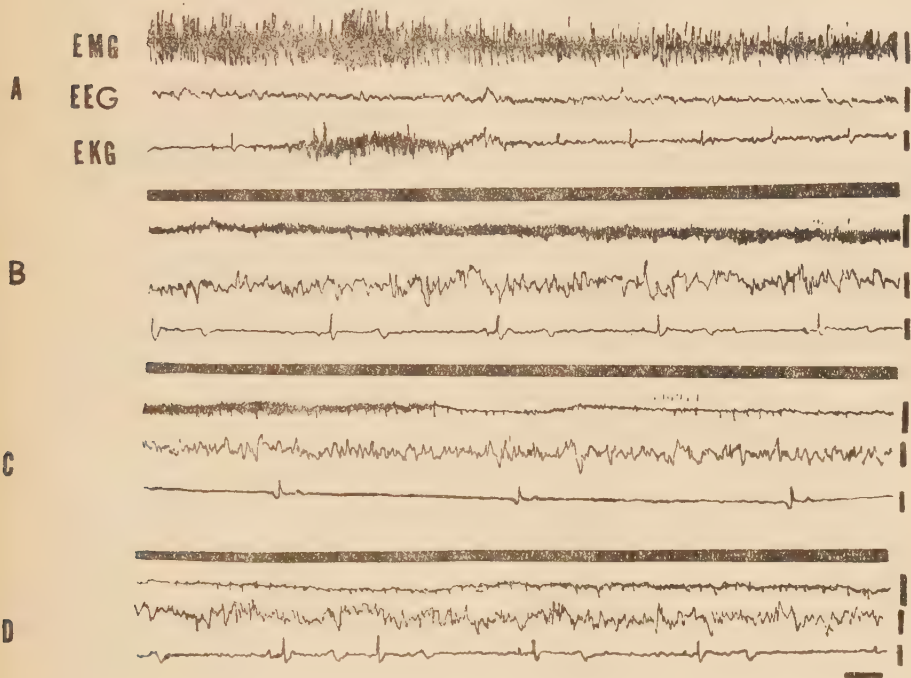


FIGURE 2
Tortue.

A : Eveil ; B : Somnolence + EMG ; C : Phase de sommeil atonique, avec en D, légère réapparition de l'EMG.

EMG : activité électromyographique des muscles du cou.

EEG : activité recueillie au niveau de l'Archicortex.

EKG : électrocardiogramme. Noter la fréquence rapide à l'éveil et l'inscription d'un mouvement respiratoire, puis le ralentissement et l'arythmie en C et D.

Cal. : 1 s. ; 50 microvolts.

L'activité électrique caractérisant cet état (fig. 2 : B) est une activité polymorphe irrégulière d'ondes lentes de basse fréquence (6-8 c/s) et de plus grande amplitude (50 μ V). L'activité tonique E.M.G. a tendance à s'éteindre, objectivée par la

diminution progressive de la fréquence des unités musculaires et de l'amplitude ($< 20 \mu V$).

Le rythme cardiaque se ralentit nettement à 15-17 contractions/minute ; la fréquence du rythme respiratoire est peu modifiée (1 à 2 mouvements/minute). *La durée moyenne de cet état est de 35 % du temps d'enregistrement (fig. 3).*

c) UN ÉTAT DE SOMMEIL : faisant suite aux stades précédents, apparaît un état très particulier caractérisé par un relâchement important du cou et de la tête qui pend sur la margelle de la carapace, et par l'inefficacité des stimuli appliqués avec la même intensité qu'au stade précédent. La posture de l'animal suggère un état de sommeil comportemental avec les paupières closes. Au point de vue polygraphique, il existe *une abolition presque totale du tonus des muscles du cou* (fig. 2 : C-D). Il persiste cependant quelques unités musculaires isolées de faible amplitude ($< 10 \mu V$) et de très faible fréquence (1 à 2/seconde). On note un ralentissement cardiaque considérable (9 à 11 contractions/minute) avec augmentation des intervalles de contraction (6 à 7 secondes), illustrant l'arythmie déjà visible au stade précédent.

Parallèlement, on note une diminution de la fréquence des mouvements respiratoires (1 mouvement toutes les minutes ou même toutes les 2 minutes).

Il n'a cependant jamais été possible de mettre en évidence des variations du tracé E.E.G. qui persiste, et est analogue à celui du stade précédent : ondes lentes (6 à 8 c/s de haut voltage) (fig. 2 : C-D.).

Les manifestations végétatives accompagnant cet état de relaxation maxima sont illustrées par le ralentissement cardiaque déjà noté et par la diminution du rythme respiratoire. Ce rythme respiratoire de la tortue est très particulier, car la respiration chez cet animal nécessite obligatoirement la mise en jeu active des membres antérieurs. L'autonomie respiratoire semble être grande. A l'état d'éveil, on note deux à trois mouvements par minute se décomposant en une expiration - une inspiration - une expiration. Ces observations ont déjà été faites par Hermann et Merklen (1920) qui, après ablation d'un poumon chez la tortue, ont mis en évidence l'exis-

tence d'une compensation fonctionnelle de l'autre poumon. L'animal respire alors à son rythme normal et fait circuler, par mouvements respiratoires forcés, autant d'air dans un poumon que dans les deux poumons.

La fréquence du rythme respiratoire diminue à 1-2 mouvements/minute au cours de l'état de somnolence et n'est plus que de 1 mouvement/minute ou 1 mouvement toutes les 2 minutes et parfois plus, au cours de l'état de sommeil atonique.

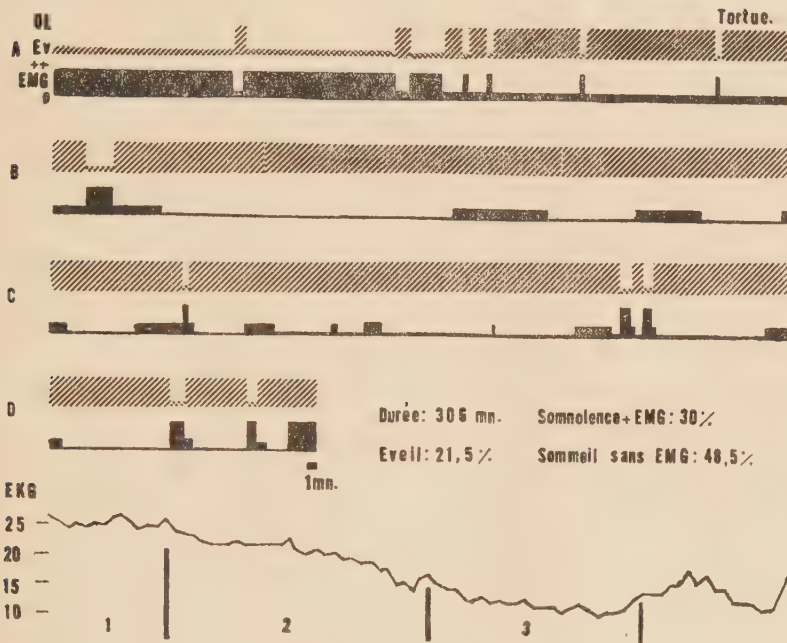


FIGURE 3

Périodicité des alternances veille-sommeil chez la Tortue (A-B-C-D-).

En haut : Ligne supérieure : Eveil (pointillés) ; OL : Ondes lentes (hâchures).
Ligne inférieure : EMG des muscles de la nuque ; ligne de base : sommeil sans EMG.

En bas : EKG : Variations de la fréquence cardiaque au cours de l'éveil (1), de la somnolence (2) et du sommeil sans EMG (3).

Il n'a jamais été mis en évidence de mouvements des yeux caractéristiques de la phase rapide du sommeil des Mammifères. Les mouvements des yeux d'éveil sont eux-mêmes peu nombreux et difficilement visibles en raison de l'occlusion immédiate des paupières, réactionnelle aux stimuli et à la peur.

DISCUSSION :

Ces résultats font apparaître que chez la tortue et avec les critères que nous nous sommes fixés dès l'introduction, il est impossible d'admettre l'existence d'un état de sommeil analogue à la « Phase Rhombencéphalique » du sommeil des Mammifères.

Il existe cependant *une atonie musculaire*, presque totale au cours du sommeil, mais c'est le seul élément polygraphique comparable à ce qui se voit chez les autres animaux ; les circonstances d'apparition et la *longueur même de ces états « d'atonie »* élimine un phénomène phasique. L'inertie générale qui préside au comportement de la tortue, animal poïkilotherme, semble pouvoir expliquer que la tortue ne puisse pas présenter de phénomènes somatiques groupés en paroxysmes phasiques, comme les mouvements des yeux et des extrémités.

Le critère E.E.G. nous permet également d'éliminer un tel état de sommeil. Il n'existe pas, parallèlement à l'atonie musculaire, une activation E.E.G. objectivant la phase rapide du sommeil. L'activité E.E.G. reste synchronisée au cours de ces phases (ondes lentes de 6-8 c/s) et il n'a jamais été possible de déceler de variations E.E.G. au cours de celles-ci (fig. 2 C).

Les mouvements des yeux et les petits mouvements périphériques, caractéristiques de la phase rapide du sommeil chez les Mammifères, n'ont jamais été retrouvés chez la tortue. Les paupières restent closes et les yeux immobiles ; les pattes ou la queue de l'animal n'ont jamais été animées de mouvements.

Cependant, si on ne peut mettre en évidence chez la tortue l'équivalent de la phase rapide du sommeil des Mammifères, il est possible d'observer de façon nette un état de sommeil comportemental et électrique.

1° *Au point de vue comportemental*, il s'agit incontestablement d'un état de sommeil, car l'animal, au repos, paupières closes, tête et cou totalement relâchés, adopte une posture significative.

2° *Au point de vue polygraphique*, existent :

- a) *des variations E.E.G.* - L'activité E.E.G. d'éveil 11-13 c/s) se modifie et laisse place, dès l'occlusion pal-

pébrale, à une activité irrégulière lente de basse fréquence (6-8 c/s) et de haut voltage ;

- b) l'abolition de l'activité électro-myographique des muscles du cou est presque totale (il persiste parfois des unités musculaires isolées à la fréquence de 1 à 2/seconde), dont témoigne le relâchement postural. Cet état d'atonie peut durer de 5 à 35 minutes, et être entrecoupé de périodes de réveil musculaire ou électrique (fig. 3 : B, C, D).
- c) Parallèlement, il existe toujours une diminution nette de la fréquence du rythme cardiaque (28-30/mn au cours de l'éveil - 9-11/mn au cours de cet état atonique). L'arythmie cardiaque, déjà prononcée à l'état de veille et qui paraît être physiologique chez la Tortue, se renforce à tel point qu'il peut exister des intervalles de 7 à 8 secondes entre chaque contraction cardiaque ; les suivantes s'inscrivent alors à une fréquence plus élevée (1 toutes les 2 secondes pendant 8-10 secondes).
- d) La respiration, toujours active, mettant en jeu les pattes antérieures, se ralentit également : de 2 à 3/mn à l'état de veille, les mouvements respiratoires ne sont plus que de 1 toutes les 1 ou 2 minutes, s'inscrivant à la fois sur le tracé électro-myographique et sur l'E.K.G.
- e) L'animal est peu réactif aux stimuli audio-visuels.

Cet état de sommeil sans E.M.G. (48,5 %) succède à un état de somnolence (30 %) durant lequel l'activité électro-myographique reste plus fournie, et l'animal réactif aux stimuli.

CONCLUSION :

Il ne semble pas que l'on puisse admettre, chez la tortue, un état de sommeil analogue à la phase rapide du sommeil des Mammifères. Il existe néanmoins un état de sommeil sans activité E.M.G. des muscles de la nuque, qui ne semble pas être

un état particulier. C'est en « *continuum* », une augmentation de « profondeur » de l'état de somnolence qui le précède, avec abolition de l'activité tonique des muscles du cou. La longueur même de ces états atoniques, et l'absence de modification E.E.G. et de mouvements des yeux nous interdisent, malgré le ralentissement considérable des rythmes cardiaque et respiratoire, de les assimiler à la « Phase Rhombencéphalique » du sommeil.

CHAPITRE IV

ETUDE POLYGRAPHIQUE DU SOMMEIL CHEZ LES OISEAUX

Les Oiseaux présentent un état de sommeil nocturne habituel, rythmé par les variations cosmiques, nycthémérales et saisonnières. Ils s'endorment à la tombée du jour et se réveillent à l'aube. La durée moyenne de cet état de sommeil nocturne est d'environ 8 heures en été et 12 heures en hiver.

Etant donné qu'il est généralement admis que certains oiseaux tombent de leur perchoir au cours de leur sommeil, il nous a semblé intéressant d'étudier d'une façon objective l'évolution de cet état au cours duquel les phases d'hypotonie entraînant la chute de l'animal pourraient laisser supposer l'existence d'états de sommeil « atonique » et « rapide », analogues à ceux que présentent les Mammifères.

1° Matériel et méthode

Cette étude a été effectuée sur trois Poules (*Leghorn*) adultes, un Pigeon adulte, quatre Poulets et quatre séries de six Poussins, étudiés dès avant l'éclosion (17^e, 18^e, 19^e et 20^e jours d'incubation) puis de la naissance au 20^e jour. Cette étude longitudinale a été poursuivie jusqu'au 90^e jour. 32 animaux ont été utilisés.

L'activité cérébrale est enregistrée au moyen de fines électrodes en acier inoxydable, constituées d'hameçons fins n° 24, implantés chroniquement au niveau de l'Hyper-Striatum, sous anesthésie locale à la xylocaïne. Des électrodes identiques, fixées sur le pourtour des orbites recueillent les variations de potentiel produites par les mouvements des yeux (M.Y.), les

clignements et l'occlusion de la membrane nictitante (M.N.). L'activité électro-myographique (E.M.G.) des muscles du cou est enregistrée par des électrodes placées, l'une au niveau des premières vertèbres cervicales, l'autre à la base du cou. Enfin, l'électro-cardiogramme (E.K.G.) et la respiration sont également enregistrés lors de chaque expérience.

Les animaux étaient laissés libres dans une cage insonorisée et avaient à leur disposition de l'eau et de la nourriture. Les enregistrements ont été effectués entre 14 heures et 19 heures. Certains ont été poursuivis toute la journée, de 9 heures du matin jusqu'à 24 heures, puis branchés sur l'Onirographe (Jouvet, 1962) durant la nuit : 16 enregistrements de nuit ont ainsi été effectués.

2° Résultats

Nous exposerons successivement les résultats obtenus chez les poussins, puis chez l'oiseau adulte.

I. — Etude comportementale et polygraphique du sommeil chez le Poussin

On peut distinguer trois états de vigilance électro-comportementale chez le poussin :

a) UN ÉTAT D'ÉVEIL.

Placé dans des conditions idéales de température (20 à 25 degrés), libre de ses mouvements et ayant à sa disposition eau et nourriture (farine de céréales) le poussin, après de multiples investigations, d'incessants mouvements au cours desquels il picore n'importe quoi (tout objet, toute tache sur le sol provoque son coup de bec), se calme et se stabilise dans un coin, calé sur ses pattes.

Cet état (fig. 4 : 1), soit hypervigilance par agitation ou peur, soit simple réaction d'éveil, est caractérisé par une activité microvoltée (inférieure à 50 μ V), à 5-7 c/s, irrégulière,

recueillie au niveau de l'Hyper-Striatum. L'activité tonique des muscles de la nuque est très importante, le rythme cardiaque très élevé (380 à 400/minute) et le rythme respiratoire rapide (50 à 60 mouvements/minute). On note, en plus, de très nombreux mouvements verticaux et horizontaux des yeux, d'incessants mouvements d'occlusion des paupières et de la membrane nictitante.

b) UN ÉTAT DE SOMNOLENCE OU D'ENDORMISSEMENT (fig.4 : 2).

Dès que l'animal a adopté cette position, tout en piaillant, il ferme les paupières en conservant cette attitude. Puis 5 à 10 secondes plus tard, on note une chute progressive de la tête avec relâchement des muscles du cou. Cette chute s'accroît peu à peu, jusqu'à ce que le bec touche le sol.

Cet état se caractérise par l'apparition, dès l'occlusion prolongée des paupières, d'ondes lentes polymorphes de haut voltage (150 μ V) et de basse fréquence (2 à 3 c/s). L'activité électro-myographique diminue parallèlement à la chute de la tête, mais ne disparaît pas. Le rythme cardiaque se ralentit, mais reste néanmoins encore très élevé (entre 250-300/minute), et la fréquence des mouvements respiratoires se stabilise à 40/minute. A ce stade, on note encore quelques mouvements de la membrane nictitante sous les paupières closes et des mouvements lents des yeux.

c) UN ÉTAT DE « SOMMEIL HYPOTONIQUE » (fig. 4 : 3).

Cet état caractérise le sommeil du poussin tant au point de vue comportemental qu'électrique. Il apparaît, lorsque le poussin présente un maximum de relâchement des muscles du cou et lorsque le bec touche le sol. En même temps, bien que debout, et calé sur ses pattes, le corps est parcouru de petits frissons et animé de petites oscillations d'arrière en avant. Il épouse progressivement la chute de la tête, jusqu'à la limite de la stabilité. A ce moment, il existe une chute progressive des ailes qui peuvent toucher le sol. En perte d'équilibre alors, le poussin se redresse en sursaut et ouvre les paupières.

Si, à l'état de veille, on note de très nombreux mouvements des yeux, horizontaux ou verticaux, ainsi que de nom-

breux clignements des paupières et des mouvements d'occlusion de la membrane nictitante, au cours de l'endormissement et de la « phase hypotonique », la fréquence des clignements et de la fermeture de la membrane nictitante diminue, les mouvements horizontaux et verticaux des yeux sont moins abondants et on note alors l'apparition de bouffées rapides

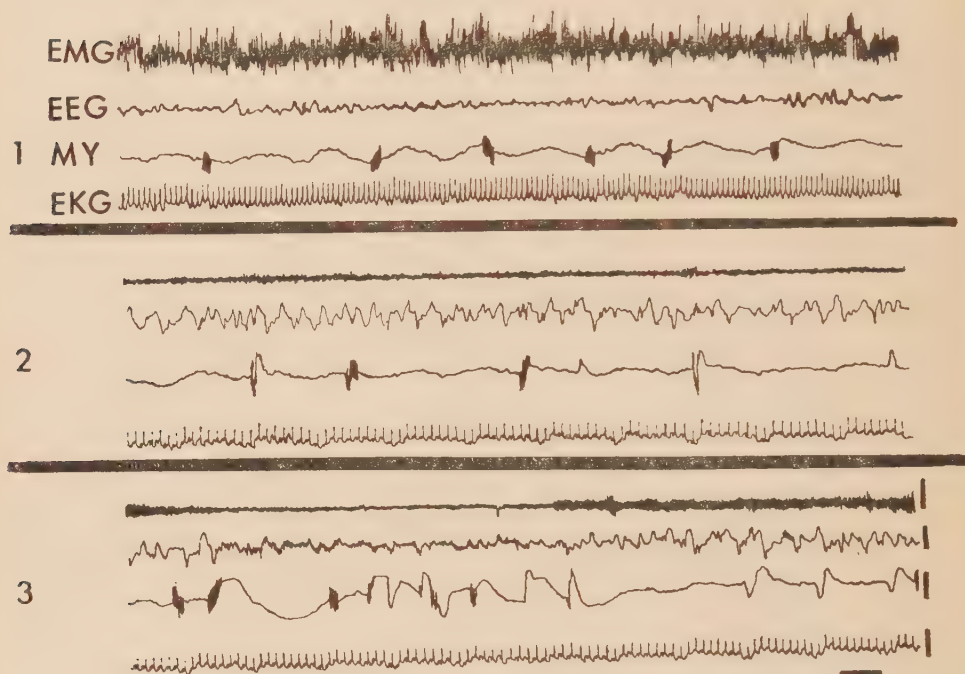


FIGURE 4
Poussin. — Age : 20 heures.

1. Eveil ; 2. Sommeil lent ; 3. Etat de « Sommeil Hypotonique ». Noter la diminution de l'activité EMG, l'activation corticale et la bouffée de MY.

EMG : activité électromyographique des muscles du cou.

EEG : activité EEG recueillie au niveau de l'Hyper-Striatum.

MY : mouvement des yeux.

EKG : électrocardiogramme. Noter la bradycardie au cours de la phase de sommeil hypotonique.

Cal. : 1 s. ; 50 microvolts.

successives de mouvements circulaires des yeux qui n'existent pas à l'état de veille. Ces bouffées de 5 à 8 mouvements rapides, rotatoires, anarchiques, disconjugués des yeux (fig. 4 : 3), apparaissent au moment du relâchement complet

du tonus des muscles du cou, lorsque l'animal, bec à terre, et paupières closes, *présente incontestablement une attitude de sommeil*.

Au stade d'ondes lentes, caractérisant l'endormissement, fait alors suite une activité recueillie au niveau de l'Hyper-Striatum, *analogue à celle de l'éveil*: 5 à 7 c/s de même amplitude ($< 50 \mu V$). On note une *bradycardie* qui débute 3 à 4 secondes avant l'apparition de cette phase, qui s'accroît durant tout son déroulement et se poursuit 4 à 5 secondes après son achèvement. Le rythme cardiaque stable et régulier à 7-8 contractions/seconde lors de l'état de sommeil lent, subit brutalement lors de l'installation de ce nouvel état un ralentissement net à 4-5 contractions/seconde. Globalement, ce ralentissement peut se chiffrer par une diminution du rythme de 200-250 contractions/minute à 95-110 contractions/minute. Mais il faut noter des variations de fréquence du rythme cardiaque d'un animal à l'autre.

D'autres manifestations périphériques sont aussi caractéristiques de cet état, et en particulier, l'apparition de bouffées, de mouvements des yeux anarchiques, rapides, disjugués, très différents des mouvements des yeux d'éveil. *Cependant, l'activité tonique des muscles du cou ne disparaît pas totalement* : elle est minimum, et toujours diminuée par rapport à l'activité électro-myographique au cours de la phase d'ondes lentes. *Il n'a jamais été mis en évidence une abolition totale du tonus E.M.G. des muscles du cou chez le poussin*. Le rythme respiratoire varie peu. On peut tout au plus mettre en évidence une apnée lorsque s'installe cet état. Au point de vue comportemental l'animal apparaît hypotonique, le bec et les ailes touchant le sol.

De plus, il semble que le seuil d'éveil, bien que non vérifié objectivement, soit plus élevé au cours de cette phase. Dans 99 % des cas, c'est après une bouffée de mouvements des yeux rotatoires que le poussin se réveille en sursaut et en perte d'équilibre, et si le passage de cet état de sommeil à l'éveil est immédiat et prodigieux par sa rapidité et son instantanéité, on note un passage, non moins rapide, d'un myosis accentué des pupilles à une mydriase complète. On peut également noter à ce moment quelques rapides petits mouvements du bec, accompagnant des oscillations latérales de la tête. Le duvet

et la peau sont parcourus en même temps par de fins mouvements vermiculaires, tandis que des tremblements généralisés animent le poussin.

La durée comportementale de cette phase de relâchement de l'activité tonique est variable (de 30 secondes à une minute 30) et il lui fait suite un état d'éveil plus ou moins prolongé (30 secondes à 2 ou 3 minutes), selon que l'animal s'agite, boit ou picore en piaillant, avant qu'il ne réadopte une attitude de sommeil avec réapparition de cette « phase hypotonique ».

Lors de l'observation simple, l'état comportemental de sommeil constitue :

- 90 % du temps d'observation chez le poussin nouveau-né entre 0 heure et 3 heures ;
- 60 % entre 4 heures et 15 heures ;
- 50 % entre 16 heures et 25 heures ;
- il est inférieur à 20 % au-delà, car le comportement semble alors être essentiellement rythmé par des investigations multiples à la recherche de nourriture.

Par contre, *la durée réelle de l'état hypotonique objectivée par l'enregistrement polygraphique, varie de 4 à 15 secondes* (en moyenne 6 secondes). Il se répète périodiquement, faisant toujours suite à une phase d'ondes lentes (fig. 5 : 1 à 8). Au réveil, toujours instantané, le poussin récupère immédiatement une activité spontanée normale. Dans 90 % des cas, c'est un réveil électro-comportemental qui succède à une telle phase qui peut parfois cependant se poursuivre par une nouvelle phase d'ondes lentes.

Ce même phénomène se répète toutes les 2 ou 3 minutes. *Il est constant dans son déroulement et sa brièveté.* La durée totale de ces phases typiques, étudiées au cours d'enregistrements durant en moyenne 80 minutes, *ne représente que 0,25 % à 0,45 % du temps total d'enregistrement et 0,4 % à 0,6 % du sommeil* (fig. 5).

L'étude de ce phénomène se révèle complexe. Nous avons en effet pu noter l'apparition, en dehors de courtes périodes d'éveil facilement différenciées au cours des ondes lentes, de

phases d'activation du tracé électrique avec diminution de l'activité électro-myographique, durant lesquelles aucun mouvement des yeux n'a pu être mis en évidence, alors qu'il existait une bradycardie typique de « l'état hypotonique ».

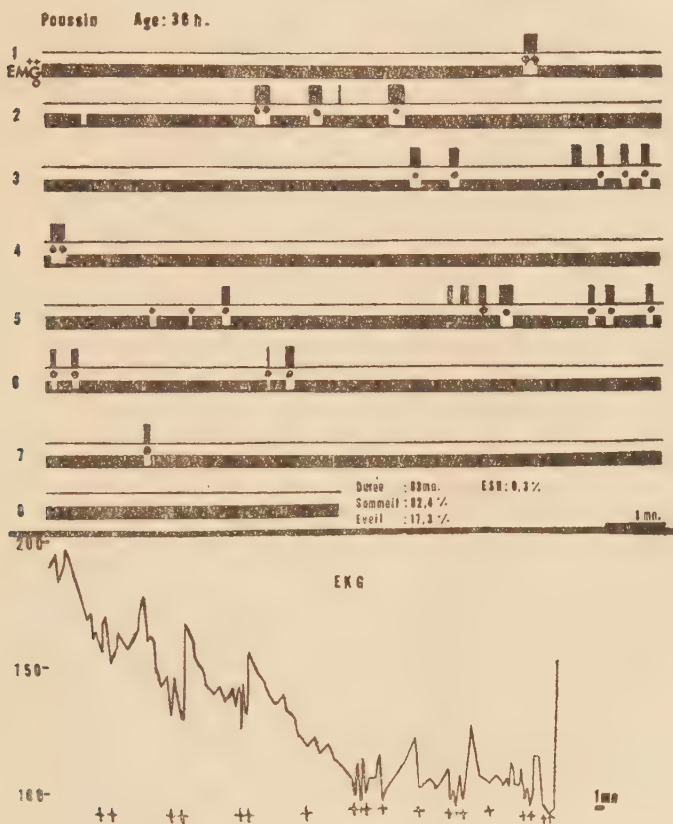


FIGURE 5

Périodicité des états de « Sommeil hypotonique » chez un Poussin âgé de 36 heures (1 à 8).

EMG : activité EMG des muscles du cou. Noter les phases d'hypotonie.

Les points représentent les mouvements des yeux.

Pourcentage des différents états au cours de cet enregistrement de 83 mn :

Eveil : 17,3 % - Sommeil lent : 82,4 % - Sommeil hypotonique : 0,3 %.

Echelle de temps : 1 mn.

En bas : EKG : variations de la fréquence cardiaque indiquant les phases de bradycardie avec présence des MY (croix) au cours du sommeil hypotonique.

De même parfois, parallèlement à la diminution du tonus électro-myographique accompagnant une bradycardie et des mouvements des yeux typiques, le tracé électrique ne présentait aucune variation et restait synchronisé.

Tous ces phénomènes peuvent aussi être analysés dans des postures très différentes de l'animal :

- Dans le creux de la main de l'expérimentateur : et cela d'autant mieux que le poussin est très sensible à la chaleur et à la présence humaine.
- Artificiellement couché sur le dos : la tête bascule alors sur le côté, l'animal écarte les ailes, ferme les paupières, met ses pattes en extension rigide, alors que le corps est animé de tremblements intenses généralisés.
- Accroupi : il peut basculer sur le côté, la tête et le cou relâchés reposant eux-mêmes sur le sol.
- Debout : on peut parfois observer une chute en arrière de la tête venant au contact du dos. Ce relâchement illustre une autre attitude au cours de cette phase « hypotonique ».
- Entravé et emmaillotté dans un linge, l'animal peut présenter pendant des heures une attitude comportementale de sommeil avec apparition périodique de ces phases « hypotoniques » entrecoupées de brèves périodes d'éveil avec ouverture des paupières et agitation.

CONCLUSION

Il existe chez le poussin nouveau-né, et avec un maximum de fréquence au cours des deux à trois premiers jours suivant la naissance, des états particuliers de sommeil survenant au cours du sommeil comportemental. Ils sont caractérisés par leur brièveté et individualisés par des manifestations comportementales et somato-végétatives particulières (*bouffées de mouvements des yeux, bradycardie, hypotonie*).

II. — Etude polygraphique chez l'embryon du Poulet

Les résultats précédents nous ont conduits à étudier l'activité cérébrale chez l'embryon de Poulet et à rechercher s'il existait chez lui des états analogues à ceux que présente le poussin.

MATÉRIEL ET MÉTHODES.

Après ouverture de la coquille au niveau de la chambre à air, nous avons extrait la tête de l'embryon. La peau incisée, nous avons, selon la méthode déjà précisée, fixé deux hameçons fins sur la surface crânienne, cartilagineuse, extrêmement fragile et très fine. Le moindre faux mouvement, et une pénétration trop prononcée de l'électrode entraîne immédiatement un hématome et par conséquent des ondes de nécrose lors de l'enregistrement. L'électro-myogramme était dérivé à partir d'électrodes piquées dans les muscles du cou, ainsi que l'électro-cardiogramme.

Ces implantations ont été pratiquées sur des embryons au 17^e jour (date de viabilité) jusqu'au 20^e jour d'incubation.

La durée des enregistrements fut courte (1 H), car il ne nous a pas été possible de maintenir une température suffisante (37°) indispensable à l'incubation des œufs. 8 embryons ont ainsi été étudiés.

RÉSULTATS DE L'ÉTUDE COMPORTEMENTALE ET POLYGRAPHIQUE.

Du 17^e au 20^e jour d'incubation, il ne semble pas exister d'activité comportementale de veille chez l'embryon. Immobile, en position fœtale, les pattes repliées, occupant la moitié de l'espace « habitable » dans l'œuf, l'embryon présente néanmoins de rares mouvements globaux de bascule (1 toutes les 2 minutes) dont la fréquence augmente à l'approche de la date d'éclosion (1 toutes les minutes).

Les stimuli nociceptifs entraînent une violente réaction de retrait et à partir du 19^e jour d'incubation des paillements.

Du 17^e au 20^e jour d'incubation, il ne semble pas exister d'alternances veille-sommeil chez l'embryon.

Cependant, nous avons pu noter l'existence de mouvements des yeux anarchiques apparaissant par bouffées de 4 à 5 mouvements accompagnant des frémissements des paupières. La fréquence de ces mouvements des yeux augmente à l'approche du terme.

Des difficultés d'ordre technique, en particulier la nécessité d'imprégner l'embryon de sérum physiologique afin d'éviter sa déshydratation (cette hydratation perturbant le tracé E.E.G. par l'apparition de 50 c/s) ne nous ont pas permis d'obtenir des tracés E.E.G. valables chez l'embryon de poulet. Cependant, sur les tracés interprétables, on pouvait noter l'existence d'ondes lentes de basse fréquence (5 c/s) et de haut voltage (75-100 μ V). Ce tracé électrique ne subissait aucune modification au cours des phases de mouvements des yeux rapides que présentait l'embryon.

L'activité cérébrale apparaît, selon Garcia - Aust (1954), au 13^e jour d'incubation. Au 16^e jour, la fréquence du rythme augmente à 3-4 c/s et au cours des 3 jours suivants, il est constitué d'ondes lentes de basse fréquence et de grande amplitude (150-100 μ V). Il acquiert les caractères du rythme adulte au 20^e jour d'incubation.

L'activité tonique des muscles du cou est nulle au cours de ces quatre derniers jours d'incubation. Il semblerait que ces muscles (ayant l'aspect d'une masse gélatineuse rose) ne soient pas fonctionnels à ce stade d'incubation. Cependant un stimulus nociceptif (piqûre ou pincement de la peau du crâne) entraînait, en même temps qu'une réaction de retrait, l'apparition d'une faible activité électro-myographique (inférieure à 50 μ V) qui disparaissait rapidement en 5 à 10 secondes.

Le rythme cardiaque, à ce stade, présente, par contre, une fréquence analogue à celle du poussin nouveau-né (280-300/minute) mais variable d'un individu à l'autre (valeurs extrêmes 280-380/minute).

Il a été retrouvé des phases de ralentissement du rythme cardiaque analogues à celles observées chez le poussin, qui, cependant, ne correspondaient pas toujours à des mouvements des yeux. Ces mouvements des yeux sont aussi typiques, bien que leur nombre soit plus réduit (4 à 5 par bouffée) et la fréquence de ces phases inférieure par rapport à celles que présente le poussin.

Conclusion.

Chez l'embryon de poulet, l'activité électrique cérébrale est constituée par des ondes lentes continues et invariables à 3-5 c/s, et l'activité tonique des muscles du cou est nulle au repos. On peut se demander, en se référant aux seuls critères oculo et électro-cardiographiques, s'il n'existe pas « in ovo » l'équivalent de cet « état hypotonique » si particulier au sommeil du poussin nouveau-né. On est alors tenté d'admettre « in ovo » un tel état de sommeil, illustré par les phases de bradycardie et de bouffées de mouvements des yeux que présente l'embryon de poulet aux derniers jours d'incubation.

III. — Etude du sommeil chez l'Oiseau adulte

Cette étude révèle que le comportement de l'oiseau adulte (poule ou pigeon) placé dans une cage d'enregistrement relativement insonorisée, est très différent de celui du poussin. Au dépaysement et à la peur des premiers jours, provoqués par les nouvelles conditions auxquelles il doit s'adapter, succède une habitude relative après 10 à 15 jours. L'animal adulte ne présente pas un comportement d'investigation anarchique et de recherches, analogue à celui du poussin. Immobile dans un coin, ou au milieu de la cage, il semble par une investigation purement visuelle, faite de coups d'œil dans les différentes directions, vouloir prendre la mesure de l'espace et de l'environnement inhabituels.

A la première réaction de peur et de méfiance, succède, après 5 à 10 minutes un comportement plus habituel. Quelques pas dans la cage, la prise de nourriture et de boisson, un comportement de toilette ou de grattage en sont l'expression. Néanmoins, l'habitude semble longue. Ce n'est qu'après 10 à 15 jours que l'oiseau placé dans ces conditions artificielles, semble retrouver un comportement normal non perturbé par cet état de frayeur réactionnel à ce nouveau milieu.

L'étude électro-comportementale permet de distinguer quatre degrés de vigilance :

1° UN ÉTAT D'ÉVEIL : (Fig. 6 : 1) l'animal est debout, marche, boit, picore. On distingue facilement de nombreux mouve-

ments des globes oculaires, des clignements et des mouvements d'occlusion de la membrane nictitante au cours des fréquentes séances de grattage auxquelles il se livre. Cet état, de durée variable (10 à 15 % du temps d'observation) semble influencé par des facteurs liés au milieu et en particulier à l'éclairement, d'autant plus défavorable qu'il est intense. L'obscurité raccourcit à 2-3 % cette période d'éveil, de conduite alimentaire et de longue toilette.

Cet état est caractérisé par une activité électrique rapide à 12-16 c/s, peu régulière et de bas voltage (15 à 25 μ V), l'activité musculaire est intense. Le rythme cardiaque, influencé à l'état de veille, par un état intermittent de peur et de guet, est très élevé (350-360/minute). Le rythme respiratoire est régulier à 40/minute. Les mouvements des yeux s'enregistrent nombreux sur l'oculogramme ainsi que les clignements et les mouvements de la membrane nictitante (35 à 40/minute).

2° UN ÉTAT DE SOMNOLENCE : cet état fait suite à la période précédente, ou peut s'installer d'emblée lorsque l'obscurité est réalisée dès le début de l'expérimentation. Cependant, même lors de l'éclairement continu l'oiseau peut présenter un tel état en station debout ou couché.

a) *Debout* : cou rentré, jabot proéminent, les pattes légèrement fléchies, la poule, le coq ou le pigeon adultes présentent alors un comportement de somnolence au cours duquel il est difficile de préciser avec certitude la baisse de l'état vigile. L'occlusion paupébrale prolongée, les rares mouvements des yeux et de fermeture de la membrane nictitante, le calme de l'attitude sont les seuls témoins objectifs de cette somnolence.

La durée de cette période est d'environ 80 à 90 % du temps d'observation. Elle est entrecoupée de réveils, nombreux et brefs avec ouverture des paupières, attitude de guet et changements de position, spontanés ou réactionnels à des stimuli auditifs ou olfactifs.

Il ne semble exister à aucun moment un relâchement du tonus postural, durant cette période de somnolence en station debout et, de plus, nous n'avons jamais observé la poule ou le pigeon perchés sur une seule patte.

b) La position « couchée » ou « assise » qu'adopte ensuite l'oiseau semblerait indiquer une baisse plus prononcée de la vigilance et son intention de dormir ; mais cette attitude même de relâchement postural n'est cependant pas proportionnelle à une baisse de la vigilance. Son comportement est analogue à celui qu'il présente en station debout, sa réactivité n'est pas diminuée et le seuil d'éveil ne semble pas être abaissé.

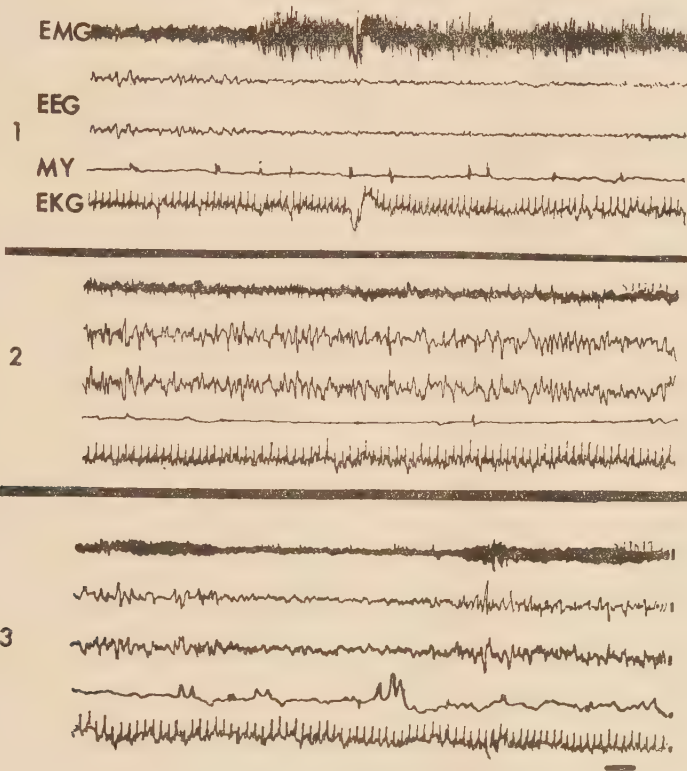


FIGURE 6
Poule adulte

1. Eveil ; 2. Sommeil lent ; 3. Etat de « Sommeil hypotonique » (durée 9 sec.).
Noter les MY au cours de cet état.

EMG : activité EMG des muscles du cou.

EEG : activité recueillie au niveau de l'Hyper-Striatum.

MY : mouvements des yeux.

EKG : électrocardiogramme.

Noter la faible fréquence des MY au cours du sommeil lent (2) par rapport à l'éveil (1).

Cal. : 1 s. ; 50 microvolts.

Bien que l'occlusion palpébrale soit manifeste et prolongée, il est difficile de fixer la « profondeur » du sommeil, car l'activité tonique semble encore très intense et illustrée par de nombreux balancements verticaux et latéraux de la tête, accompagnés parfois de mouvements du bec. Nombreux au début, et objectivés par la seule ouverture des paupières, les réveils sont de moins en moins fréquents.

Que l'animal soit debout ou couché, l'électro-corticogramme se modifie au cours de cet état, dès que l'oiseau présente une occlusion palpébrale de 5 à 10 secondes. Aux rythmes rapides d'éveil succède alors une activité, irrégulière et polymorphe de plus grande amplitude (40 à 60 μ V) et de basse fréquence (7 à 9 c/s). L'activité tonique des muscles est toujours très importante en station debout mais diminue nettement d'amplitude lorsque l'oiseau est couché.

On note un ralentissement du rythme cardiaque qui se stabilise à environ 300/minute et une chute de la fréquence respiratoire à 25-30/minute. L'oculogramme décèle une diminution très nette des mouvements d'occlusion de la membrane nictitante (20 à 25/minute). Les mouvements des yeux sont amples et peu fréquents par rapport à la période précédente.

Cet état de somnolence, assimilable à un stade d'endormissement, est entrecoupé de fréquents réveils électriques durant lesquels bien que l'animal maintienne les paupières closes, l'activité rapide d'éveil réapparaît durant de courtes phases de 5 à 8 secondes au cours desquelles l'activité électro-myographique se renforce en général.

3° UN ÉTAT DE SOMMEIL : il apparaît très difficile de tracer chez l'oiseau adulte les frontières entre la somnolence et le sommeil. L'attitude au cours de ces deux états est identique. Cependant, par une observation continue de plusieurs heures par jour (5 à 6 heures), nous avons pu observer l'existence d'un état de sommeil comportemental incontestable. Nous pouvons ainsi affirmer que, faisant suite à l'état de somnolence, il existe une baisse encore plus prononcée et durable de la vigilance. En dehors de l'attitude même de l'oiseau et de la moindre efficacité des stimulations auditives (tapes contre la vitre), nous nous sommes basés sur la durée

et la longueur de ces périodes pour affirmer un tel état de sommeil. Ainsi, si au cours de la somnolence, les réveils fréquents se renouvelaient toutes les 10, 15 ou 20 secondes, nous avons pu observer à de très nombreuses reprises, des périodes d'une durée de 35 minutes à une heure, au cours desquelles le maintien de la position « couchée » ou assise » fut constant sans qu'un éveil ne se soit produit. L'immobilité posturale au cours de cet état fut toujours observée. L'animal, cou rentré, la tête calée sur le jabot touchant le sol, n'a jamais présenté d'ouverture des paupières. Les mouvements de la membrane nictitante étaient peu nombreux. Il existait seulement de rares mouvements des yeux, la respiration était régulière à 30 mouvements/minute, et l'on pouvait noter un certain relâchement du tonus, objectivé par l'affaissement de l'animal et une chute des ailes dont les plumes extrêmes touchaient le sol. Des ronflements très audibles étaient émis à ce moment, en particulier par le pigeon.

De plus, le seuil d'éveil semblait être plus élevé, car de simples coups répétés, frappés contre la vitre de la cage, qui provoquaient un réveil immédiat en sursaut et une attitude de guet au cours de la période de somnolence, restaient inefficaces et n'entraînaient aucun réveil au cours de cet état de sommeil.

Au point de vue électrique, il n'est pas moins aisé de trancher une frontière nette entre l'état de somnolence et l'état de sommeil. L'état de sommeil succède à la somnolence après une durée variable (20 à 30 minutes). Il est caractérisé :

a) *Par une activité électro-myographique microvoltée* s'inscrivant sur le tracé en une mince bande qui tend à s'estomper et qui objective le relâchement musculaire comportemental.

b) *Par une activité électrique de grande amplitude* (90 à 100 μ V) irrégulière et de basse fréquence (5 à 6 c/s). Cette activité synchrone n'est plus entrecoupée par des réveils comme au stade précédent. Elle se déroule isolée durant 15 à 20 minutes.

c) *Le rythme cardiaque*, déjà stabilisé à 300/minute lors de l'endormissement, accentue sa chute et diminue réguliè-

rement jusqu'à 270 et même 230/minute. La respiration présente un ralentissement parallèle à 20-21/minute.

d) On note en plus, *la rareté des artefacts oculographiques* : les mouvements de la membrane nictitante s'espacent et ne s'inscrivent plus qu'à 10-12/minute. Les mouvements des yeux sont lents, amples et peu fréquents (5-6/minute).

e) A ce stade, *les stimuli auditifs sont peu efficaces* et n'entraînent que rarement une réaction d'éveil électrique.

4° UN ÉTAT DE « SOMMEIL HYPOTONIQUE » : CET ÉTAT ÉCHAPPE A L'OBSERVATION PUREMENT COMPORTEMENTALE. Il survient chez l'oiseau présentant depuis un certain temps (20 à 30 minutes) un état de sommeil lent.

Il est caractérisé par un aplatissement du tracé électrique dont la fréquence augmente à 9-12 c/s. Cette activité s'apparente à une activité d'éveil. L'activité tonique des muscles du cou subit une baisse d'amplitude par rapport à la faible activité enregistrée au cours du sommeil lent. *Cependant, elle ne disparaît jamais totalement.* Parallèlement, on note toujours, comme chez le poussin, *une bradycardie qui débute 2 à 3 secondes avant l'installation de cette phase et qui s'accroît durant tout son déroulement.* Le rythme cardiaque passe ainsi de 7 à 8/seconde à 4 à 5/seconde. Chiffré globalement, le ralentissement du rythme cardiaque est également net : il passe de 250 à 180/minute.

L'oculogramme enregistre toujours à ce moment une bouffée de 4 à 6 mouvements des yeux, anarchiques, rapides et circulaires, différents des mouvements des yeux d'éveil.

Le comportement durant ces phases suggère incontestablement un état de sommeil. Si, parfois, on peut observer un affaissement bref de la tête qui peut reposer sur le sol, *il existe un critère plus spécifique de l'hypotonie : c'est la chute des ailes qui persiste et qui s'accroît dans 80 % des cas.*

— *La durée* : la durée moyenne de cet « état hypotonique » particulier aux oiseaux, qui apparaît toujours au cours d'un état comportemental de sommeil, *est brève (4 à 5 secondes).* Il succède toujours à une phase d'ondes lentes. *La fréquence est inférieure à celle observée chez le poussin ; par*

rapport au temps total d'enregistrement, elle n'est que de 0,1 à 0,2 % et ne représente que 0,3 % du sommeil.

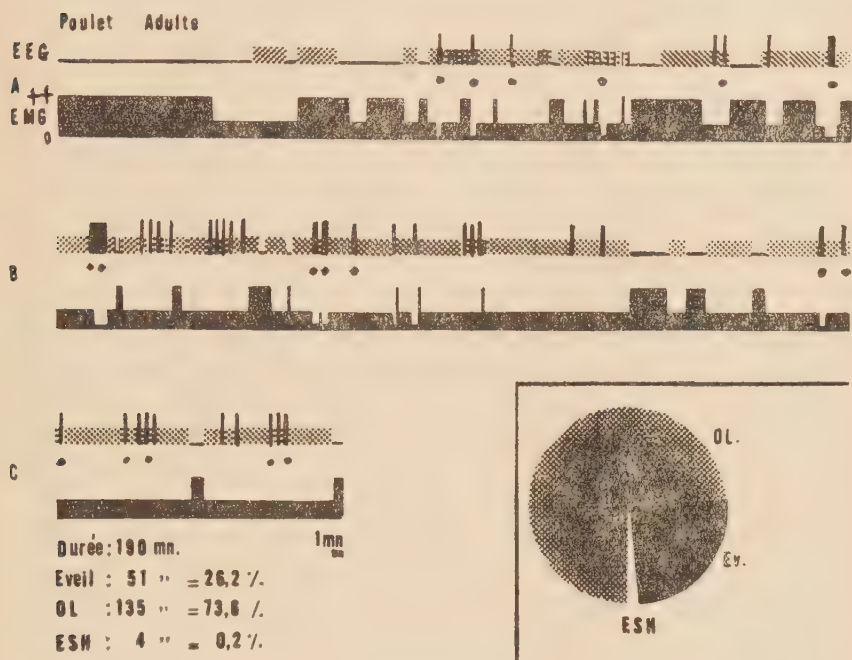


FIGURE 7

Périodicité des alternances veille-sommeil chez un oiseau adulte (A-B-C).

EEG : variations EEG au cours des différents états.

Ligne de base : Eveil. Pointillés : Ondes lentes. En noir : états de sommeil hypotonique (ESH) ; les points indiquent l'existence de mouvements des yeux.

EMG : variations de l'activité EMG en fonction des différents états de vigilance.

Echelle de temps : 1 mn.

En médaillon : pourcentage des différents états : Ev : Eveil ; OL : ondes lentes ; ESH : état de sommeil hypotonique.

Conclusion.

La mise en évidence chez l'adulte d'un état de « sommeil hypotonique », analogue à ceux que présente le poussin est plus difficile. L'apparition de cet état semble liée à l'habituation et à l'acquisition de la sécurité par l'oiseau, animal méfiant que l'on peut classer dans la catégorie des « chassés ».

Ces états existent néanmoins, mais si leur fréquence est inférieure à celle observée chez le poussin, ils n'en possèdent pas moins toutes les caractéristiques.

Discussion

Cette étude électro-comportementale permet d'affirmer l'existence du sommeil chez les Oiseaux. Ce phénomène est évident, mais ne présente pas les mêmes caractères chez le poussin que chez l'adulte.

L'étude du comportement met en évidence des postures de sommeil chez le poussin. Au cours des 48 heures suivant l'éclosion, le poussin adopte une attitude de sommeil qui semble propre à cet âge. Cette attitude apparaît, au cours d'un comportement de veille, par phases brèves d'hypotonie, avec chute de la tête, chute en avant du corps et paupières closes.

A l'activité cérébrale d'éveil, fait suite, dès l'occlusion des paupières, une activité lente de sommeil. La maturation semble rapide car la différenciation de l'activité E.E.G. d'éveil et de sommeil semble acquise dès avant la 10^e heure. Cependant, à cet âge, la réaction électrique d'éveil se fait à la lumière et non au son. La persistance de l'activité électro-myographique des muscles du cou, cependant diminuée par rapport à celle de l'éveil, semblerait indiquer qu'il n'existe pas chez les oiseaux un sommeil équivalent au sommeil phasique décrit chez le chat.

Il faut cependant discuter la nature d'un état particulier et périodique de sommeil ; en effet, « *l'état de sommeil hypotonique* » que présente le poussin possède des caractères bien précis :

— il survient par courtes phases, d'une durée moyenne de 6 secondes, au cours d'un état de sommeil comportemental incontestable ;

— il est accompagné de phénomènes phasiques nets :

- mouvements anarchiques, rapides, rotatoires et dis-conjugués des yeux, différents des mouvements des yeux d'éveil, moins rapides ;

- oscillations latérales de la tête, mouvements rapides du bec parfois, et tremblements du corps.

— il existe dans la majorité des cas une activation E.E.G. analogue à celle de l'éveil ; quelquefois, elle se réduit seulement à une diminution d'amplitude plutôt qu'à une accélération de la fréquence.

— *il y a hypotonie*, provoquant la posture de sommeil (bec à terre, ailes pendantes), mais, *jamais atonie*. Il n'a jamais été possible de déceler une abolition totale de l'activité des muscles du cou.

— *il existe toujours un ralentissement net* du rythme cardiaque, qui débute 2 à 3 secondes avant, persiste et s'accroît pendant les 6 secondes que dure cette phase et se poursuit 2 à 3 secondes après son achèvement. Le réveil brutal et instantané est marqué par une tachycardie également immédiate.

— le rythme respiratoire est stable, parfois ralenti, mais souvent une apnée marque l'entrée dans cet état de sommeil.

Si l'on se réfère aux critères énoncés dès l'introduction, il faut admettre que ces états phasiques, aussi courts soient-ils, accompagnés de phénomènes phasiques et de variations végétatives, sont bien chez les poussins l'équivalent de la P.R.S. des Mammifères. Il existe cependant, des particularités. La durée de ces phases est extrêmement brève et leur pourcentage par rapport au sommeil lent très faible (0,4 % à 0,6 %). Si un processus neuro-humoral préside à leur apparition, il faut supposer que l'accumulation des stocks de neuro-hormones est très brève et rapidement détruite.

On peut être autorisé à admettre que le poussin présente des états de sommeil « hypotoniques », phasiques, assimilables à la P.R.S. des Mammifères. Ces états de sommeil sont particulièrement nets et fréquents au cours des 48 premières heures.

Chez l'oiseau adulte, la poule et le pigeon en l'occurrence, ces états « hypotoniques » de sommeil sont plus difficiles à mettre en évidence. Ils existent néanmoins et présentent alors les caractères décrits chez le poussin, mais ils ne sont mis en évidence qu'après un délai d'habituation plus ou moins long

(10 à 15 jours), nécessaire à ces animaux pour vaincre leur méfiance naturelle. L'environnement semble donc jouer un rôle important dans l'apparition du sommeil spontané chez l'oiseau adulte.

Ces états « d'hypotonie » surviennent alors au cours d'un comportement de sommeil et toujours à la suite d'une période d'activité E.E.G. lente et de longue durée (20-30 minutes). Les signes E.E.G., les mouvements des yeux, le ralentissement du rythme cardiaque sont analogues à ce qui se voit chez le poussin. Cependant, l'« hypotonie » peut être parfois moins marquée, mais existe néanmoins. Le critère le plus valable au cours de cet état semble être la chute des ailes.

L'habituatation à l'environnement étant acquise, la durée et la fréquence de ces états phasiques sont du même ordre ou légèrement inférieures à celles que présente le poussin (0,3 %).

On est ainsi en droit d'admettre chez l'oiseau adulte des états hypotoniques phasiques de sommeil dont les caractères s'apparentent à ceux de la P.R.S. des Mammifères. Ils en diffèrent par leur brièveté et leur faible fréquence.

CHAPITRE V

ETUDE DU SOMMEIL CHEZ LES RUMINANTS

Les études de Balch (1955) chez la vache et de Munro (1957) chez la brebis excluaient la possibilité de tout sommeil « profond » chez les Ruminants. La rareté d'un tel comportement serait en rapport avec le phénomène de rumination chez ces espèces. Selon Balch la vache présenterait un comportement de sommeil polyphasique entrecoupé de périodes de rumination. Bell (1960), admet chez la chèvre une identité des tracés électro-encéphalographiques au cours de la somnolence et de la rumination. Ruckebusch (1961, 1962), enfin, note chez la chèvre différentes périodes comportementales irrégulièrement réparties au cours du nycthémère se traduisant par 8 heures de prise de nourriture, 8 heures de somnolence et 8 heures de rumination. Il note également la difficulté de mettre en évidence, chez cet animal, la phase d'activité rapide du sommeil (P.R.S.). Selon cet auteur, les Ruminants présentent, en stabulation, durant les deux tiers du nycthémère un tracé E.E.G. de sommeil lent associé à un comportement de rumination. Cependant ce phénomène s'observe aussi chez l'animal présentant un tracé E.E.G. d'éveil.

A) Etude du sommeil chez la chèvre

Le Ruminant adulte peut présenter selon cet auteur deux états de sommeil :

a) UN ÉTAT DE SOMMEIL LENT : compatible avec la station debout et caractérisé par la présence de fuseaux de basse fréquence (6 c/s) et de grande amplitude (100 à 150 μ V). Au con-

traire, l'activité corticale d'éveil se caractérise par un tracé E.E.G. rapide (10 à 30 c/s), et de faible amplitude.

b) UN ÉTAT DE SOMMEIL RAPIDE : fait suite au précédent et survient seulement lorsque l'animal présente une posture de sommeil en décubitus sterno-abdominale. Cet état apparaît par phases d'une durée de 5 à 10 minutes se reproduisant 4 à 5 fois par nycthémère, avec présence d'ondes microvoltées (20 à 50 μ V) de haute fréquence (10 à 30 c/s) sur l'électro-corticogramme et disparition totale de l'activité tonique des muscles cervicaux supérieurs.

Ces phases de sommeil paradoxal (P.R.S.) surviennent de préférence au cours de la nuit et n'excèdent pas 3 à 4 % du sommeil comportemental.

Cet auteur note également la labilité extrême de ces phases et l'importance de l'environnement sur leur apparition.

B) Etude du sommeil chez l'agneau

Etant donné la difficulté de mettre en évidence chez le Ruminant adulte la phase d'activité rapide du sommeil, on peut se demander si les conditions relativement artificielles d'enregistrement n'ont pas une influence sur son comportement. C'est pourquoi une étude comportementale et polygraphique du sommeil fut entreprise chez un agneau pris à la naissance afin de l'habituer aux conditions d'enregistrement. Mme D. Jouvet et J.-L. Valatx (1962). Cette étude avait d'autre part l'intérêt d'être celle de l'évolution du sommeil d'un animal passant du stade monogastrique au stade polygastrique. Au cours de cette évolution s'effectuent en effet d'importantes modifications du métabolisme glucidique. Ces nutriments glucidiques intervenant dans le fonctionnement du système nerveux sont représentés par les oses au stade monogastrique, et par les acides gras volatils au stade polygastrique.

Nourri exclusivement au lait de vache jusqu'au 48^e jour, le sevrage de l'animal a alors débuté par l'addition de granulés de céréales et de luzerne sèche.

Résultats

Il a été constaté que les phases de sommeil décrites chez les autres Mammifères, peuvent également être mises en évidence chez l'agneau, mais il existe une diminution nette du pourcentage des P.R.S. lors de l'installation de la rumination.

1° AVANT SEVRAGE.

Le tracé électro-cortical d'éveil est caractérisé par une activité rapide de bas voltage. L'endormissement se traduit par des fuseaux corticaux à 8-10 c/s laissant place à des ondes lentes à 2-5 c/s. Au cours de ces stades l'E.M.G. traduit une activité permanente des muscles de la nuque et les rythmes cardiaque et respiratoire se ralentissent par rapport à l'éveil. Puis l'animal étant alors couché, la tête s'abaisse, se pose sur le sol, les yeux mi-clos, puis les paupières fermées.

L'activité E.E.G. se modifie et laisse place à une activité rapide analogue à celle de l'éveil, qui s'accompagne d'une disparition totale du tonus des muscles du cou. On constate la présence de mouvements des yeux et des oreilles, des mouvements de mâchonnement et des sursauts de la tête, caractéristiques de la P.R.S. En outre, en plus du ralentissement respiratoire important, l'électro-cardiogramme décèle une arythmie et une bradycardie.

La durée moyenne de ces phases est de 4 à 5 minutes. Elles se répètent deux à trois fois par heure et leur pourcentage par rapport au sommeil total est de 17 %.

2° APRÈS LE SEVRAGE.

A la fin du 2^e mois, la rumination régulière s'est installée. Elle occupe 20 à 50 % du temps d'enregistrement. Elle apparaît chez l'animal debout et se traduit sur le tracé E.E.G. par des artéfacts rythmiques qui disparaissent pendant les phases de déglutition et de régurgitation, laissant entrevoir un tracé électrique de sommeil avec fuseaux ou ondes lentes.

La rumination s'arrête, soit longtemps avant une P.R.S., soit immédiatement avant.

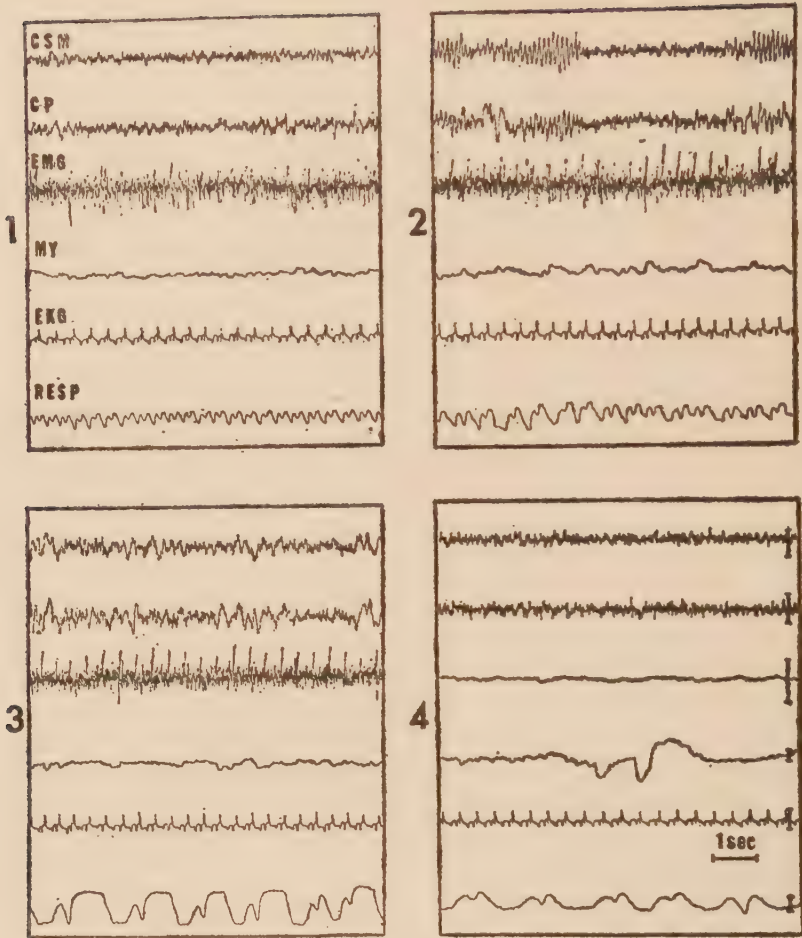


FIGURE 8

Tracé d'un agneau âgé de 1 mois.

1 : éveil. 2 : fuseaux corticaux d'endormissement. 3 : ondes lentes corticales.
4 : phase rhombencéphalique du sommeil.

C.S.M. : cortex sensori-moteur.

C.P. : cortex pariétal.

E.M.G. : activité E.M.G. des muscles de la nuque.

M.Y. : mouvements des yeux.

Calibrage : 1 s., 50 microvolts (d'après Jouvet D. et Valatx J.-L., *C.R. Soc. Biol.*, 1962, 156, 1411).

La durée moyenne des P.R.S. observées est restée comparable à celle observée avant le sevrage (4 à 5 minutes).

Par contre, le pourcentage global a baissé de 17 % à 6,6 % (fig. 9).

Ces résultats sont confirmés par les études de Ruckebusch et al. (1962).

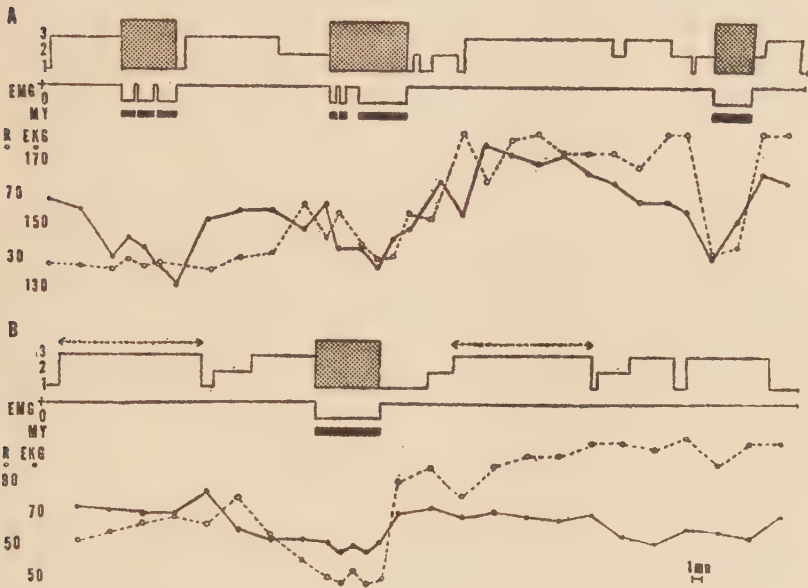


FIGURE 9

Courbe de périodicité des différentes phases de sommeil :

A : chez l'agneau avant le sevrage.

E.E.G. : 1 : activation corticale d'éveil ; 2 : fuseaux ; 3 : ondes lentes corticales. En gris : P.R.S.

B : chez l'agneau après le sevrage (4^e mois).

E.E.G. : mêmes légendes que pour A.

En pointillé : phases de rumination.

E.M.G. : activité E.M.G. des muscles de la nuque. R : respiration. M.Y. : mouvements des yeux.

En ordonnée : fréquence cardiaque et respiratoire (R).

Echelle de temps : 1 minute.

Etudiant l'évolution post-natale de la répartition nycthémérale des différentes phases de sommeil et du comportement alimentaire, ces auteurs tirent les conclusions suivantes :

1^o *Avant le sevrage*, chez l'agneau âgé de 48 heures, les stades de sommeil lent (50 à 60 %) sont irrégulièrement répartis dans le nycthémère. Ils sont entrecoupés de phases de

sommeil rapide dont la durée moyenne est de 5 à 7 minutes et dont le pourcentage global n'excède pas 3 à 4 %.

A l'âge d'une semaine, le sommeil lent ne représente plus que 40 % du nyctémère.

Le comportement alimentaire se modifie considérablement au cours du premier mois. Le nombre et la durée des tétées (40 par jour à l'âge de 2 jours) n'est plus que de 14 par jour à l'âge de un mois, accompagnant une diminution de la durée du sommeil rapide par rapport au sommeil lent.

2° *Chez l'agneau ruminant* la prise de nourriture est suivie de périodes de rumination durant lesquelles surviennent des phases de sommeil lent avec présence de fuseaux et d'ondes lentes. Ce stade d'évolution est également caractérisé par la diminution des phases de sommeil rapide, mais surtout par l'apparition d'un état propre à l'adulte, c'est-à-dire *la possibilité de sommeil lent chez l'animal en position debout yeux ouverts, selon Ruckebusch.*

3° *Chez le Ruminant adulte*, à partir de l'âge de six mois le sommeil lent accompagne dans 60 % les périodes de rumination qui sont de plus en plus longues. On note une diminution de 57 % à 40 % des états de sommeil lent, et il existe une chute très significative des phases de sommeil rapide de 15,8 à 3,7 %.

C) Les manifestations somato-végétatives

Leur analyse met en évidence chez les Ruminants une modification *caractéristique*, qui semble être, selon Ruckebusch (1963), le meilleur indice de la profondeur du sommeil.

1° *L'étude de la motricité réticulaire* met en effet en évidence un *ralentissement constant de la fréquence des contractions au cours du sommeil*. De 10 à 7 au cours du sommeil lent, elle passe de 7 à 4 au cours du sommeil rapide.

2° *La sécrétion salivaire* ne semble pas disparaître.

3° *Le tonus musculaire* des muscles de la nuque est diminué au stade d'ondes lentes, puis aboli durant les phases rapides du sommeil.

Cependant, la possibilité du sommeil en position debout chez ces quadrupèdes pose le problème du muscle à explorer. L'étude de l'activité électro-myographique des muscles brachio-céphalique et pectoral ascendant chez le Ruminant debout et celle des muscles de l'épaule constitue, selon Ruckebusch, l'indice le plus fidèle de l'état de vigilance.

4° *Le seuil d'excitabilité audio-visuelle* reste toujours élevé au cours de la rumination.

5° On ne note pas de modification de la fréquence cardiaque au cours de la Rumination. Elle est cependant réduite au cours du sommeil et caractérisée par une arythmie. Le rythme respiratoire subit un ralentissement également important.

6° *Les mouvements* des yeux au cours de la phase rapide du sommeil sont typiques.

7° *L'aspect comportemental de l'animal* en décubitus latéral complet est similaire de la phase rapide du sommeil des autres Mammifères.

D) Conclusion

Il est donc possible de mettre en évidence chez le Ruminant les deux états de sommeil que présentent les autres Mammifères. *Le pourcentage des phases rapides du sommeil chez le Ruminant non sevré* est peu différent de celui observé chez les autres Mammifères (17 %), mais il existe une diminution importante de cet état de sommeil lors de l'installation de la rumination (6,6 %).

E) Interrelations entre rumination et sommeil

La Rumination constitue une particularité digestive propre aux adultes de cette espèce. Cet acte comprend toute une série de phénomènes qui se déroulent dans un ordre rigoureux. Il apparaît précocement chez le jeune et se manifeste spontanément.

Chez le Monogastrique, le comportement alimentaire semble en rapport avec le taux de la glycémie et la glycosensibilité des centres.

Lors de l'installation de la rumination, on note une augmentation de la concentration en acides gras à courtes chaînes, parallèlement à une chute de la glycémie.

Ruckebusch (1963) admet l'existence de structures différentes intervenant dans la rumination et le sommeil.

Il distingue un sommeil *viscéro-cérébral* primitif et un sommeil *viscéro-comportemental* influencé par des facteurs dus à l'habitation et à l'acquisition de la sécurité.

L'activité paléo-corticifuge au cours du sommeil viscéral et néo-corticifuge au cours du sommeil cérébral agiraient, selon cet auteur, sur les formations réticulaires (S.R.A.A.) entraînant le sommeil comportemental.

Chez les Ruminants, les sommeils viscéral et cérébral seraient alors compatibles avec le maintien des yeux ouverts et la station debout, et la perte de la vigilance n'existerait que sur le plan comportemental.

La rumination serait un phénomène surajouté, lié à un état de sommeil cérébral ou viscéral, mais non comportemental.

L'état de sommeil rapide chez les Ruminants ne se produirait que lors du passage du sommeil viscéral au sommeil comportemental. C'est seulement à ce stade que l'animal adopte une posture de sommeil (yeux fermés, décubitus latéral complet) et que se manifesterait le ralentissement ou l'arrêt de la motricité gastrique, que l'on peut rapprocher du ralentissement cardiaque observé durant le même état de sommeil chez le Chat.

CHAPITRE VI

ETUDE DU SOMMEIL CHEZ LES EQUIDES

A la suite des études descriptives de Steinhart (1937) et de Kayser (1949), relatives à la possibilité de sommeil en position debout chez les Equidés, Ruckebusch (1963) a repris l'étude comportementale et E.E.G. des alternances veille-sommeil chez l'âne. Le comportement fut étudié par cinématographie et les enregistrements polygraphiques exploraient les aires corticales, l'hippocampe et l'activité électro-myographique des muscles cervicaux supérieurs.

Cet auteur relève la possibilité de trois états comportementaux et E.E.G. de sommeil :

1° *La position debout*, où au tracé désynchronisé d'éveil fait suite, lors de l'endormissement, une synchronisation corticale et hippocampique. Une diminution du tonus E.M.G. est décelable, alors qu'à ce moment un seul des membres postérieurs de l'animal est à l'appui.

2° *Le décubitus sterno-abdominal* droit ou gauche avec occlusion palpébrale et chute des oreilles paraît être la position la plus habituelle au cours du sommeil chez l'âne (31 %). La synchronisation corticale est de règle au cours de cet état. Il peut cependant exister des états d'éveil électrique lors des changements de position de l'animal.

3° *Le décubitus latéral complet* au cours duquel l'effondrement postural semble être le plus prononcé peut s'accompagner de chute des oreilles. Parfois des changements de position entraînent un réveil cortical qui semble s'accompagner de la seule synchronisation corticale.

Il semble exister une dissociation entre l'activité corticale et hippocampique au cours du sommeil chez l'âne ; cette dissociation est plus nette lors du retour à la position sterno-abdominale de l'animal en décubitus latéral complet.

CONCLUSION

Chez l'âne, l'état de sommeil lent quotidien (13 %) survient de préférence chez l'animal en décubitus sterno-abdominal. Il est probable, bien que cet état n'ait pas été mis en évidence, que les Equidés puissent présenter, tout comme les autres Mammifères, un état de sommeil rapide avec abolition de l'activité tonique des muscles du cou. Cet état serait alors susceptible de se produire en décubitus latéral complet, au cours duquel l'effondrement postural semble être le plus prononcé.

CHAPITRE VII

ETUDE DU SOMMEIL CHEZ LES RONGEURS

I. — Etude polygraphique du sommeil chez le rat

A la suite des résultats obtenus chez le chat (Jouvet et al., 1959, 1960), nous nous sommes proposés (Michel et al., 1961) de vérifier chez le Rat, qui constitue l'espèce la plus couramment employée au laboratoire, l'existence de phases de sommeil correspondant au sommeil rhombencéphalique (P.R.S.). Jusque-là, les études de l'électro-encéphalogramme du Rat chronique (Radouco-Thomas, 1961) n'avaient pas mis en évidence un tel état de sommeil. La technique polygraphique avec enregistrement de l'activité des muscles de la nuque ne semble pas avoir été employée.

1° Matériel et méthodes

De très fines électrodes corticales en acier inoxydable ont été fixées sous anesthésie générale au Penthiobarbital (injection intra-péritonéale de $0,8 \text{ cm}^3/100 \text{ g}$ d'une dilution de 500 mg de Penthiobarbital) au niveau des régions frontales et pariétales du calvarium chez 10 rats blancs de souche Wistar pesant 175 à 260 grammes. En même temps que l'électro-corticogramme, enregistrait l'électro-myogramme des muscles de la nuque au moyen d'électrodes en or fixées à demeure, ainsi que le rythme cardiaque et le rythme respiratoire.

Les animaux étaient laissés libres dans une cage métallique non insonorisée et avaient à leur disposition de l'eau et de la nourriture. La plupart des enregistrements ont été effectués entre 14 et 19 heures ; certains ont été poursuivis toute la journée depuis 9 heures du matin. Il n'a pas été fait d'enregistrement de nuit.

2° Résultats

On peut distinguer quatre états de vigilance :

a) UN ÉTAT D'HYPERVIGILANCE (Fig. 10 A) : cet état correspond à la peur ou à l'agitation : il est caractérisé par une activité corticale irrégulière à 8 c/s, de 50 à 100 μ V. L'activité musculaire est très importante, le rythme cardiaque est élevé et le rythme respiratoire rapide et anarchique.

b) UN ÉTAT D'ÉVEIL (Fig. 10 D) : il est lié à un comportement d'investigation ou à une simple réaction d'éveil. Il apparaît alors une activité thêta à 8 c/s de faible amplitude (30 à 50 μ V) surchargée d'éléments plus rapides à 12-13 c/s. L'activité électro-myographique reste très riche, le rythme cardiaque rapide et la respiration devient plus régulière.

c) UN ÉTAT D'ENDORMISSEMENT ET DE SOMMEIL LENT (Fig. 10 B-E) : cet état est caractérisé par l'apparition d'ondes lentes de haut voltage de 3 à 4 c/s associées à des fuseaux à 13 c/s. L'activité électro-myographique diminue mais ne disparaît pas : le rythme cardiaque se ralentit et le rythme respiratoire se stabilise.

d) UN ÉTAT DE SOMMEIL RAPIDE (Fig. 10 B-C) : il est caractérisé par une activité corticale similaire de celle de l'hyper-vigilance : activité thêta très régulière à 7-8 c/s de grande amplitude (100-200 μ V), entrecoupée d'ondes de plus forte amplitude (300-400 μ V), en fuseaux.

L'activité tonique des muscles de la nuque disparaît toujours. Le rythme cardiaque se ralentit par rapport à la phase précédente (Fig. 11) et la respiration est irrégulière.

Au point de vue comportemental, l'animal est atonique et étendu à plat sur le sol. On observe de nombreux mouvements des vibrisses, des oreilles, des pattes et de la queue. Les mouvements des yeux sont plus difficilement visibles ; de même l'état de la pupille est difficile à observer, car il n'est pas aisé de la distinguer de l'iris chez le rat blanc.

Cet état de sommeil se répète à intervalles d'environ 5 à 10 minutes (Fig. 11). Sa durée moyenne est de 4 à 7 minutes et n'excède pas 10 minutes. Nous avons pu observer cet état

de sommeil chez deux rats enregistrés simultanément, alors qu'ils étaient couchés l'un sur l'autre. Ces périodes de sommeil apparaissent aux environs de 17 heures, à un moment de la journée où l'actographie montre que l'activité du rat est diminuée.

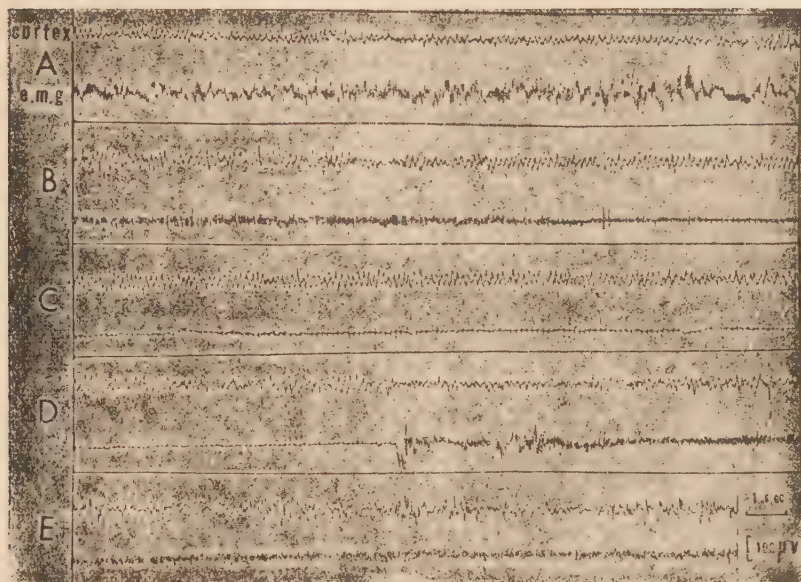


FIGURE 10

A : hypervigilance. B : transition entre la période d'endormissement et la phase rapide du sommeil. C : phase rapide du sommeil. D : phase rapide du sommeil, réaction d'éveil, puis stade des ondes lentes et des fuseaux. E : stade d'endormissement avec ondes lentes et fuseaux.

Ligne supérieure : tracé E.E.G. cortical ; ligne inférieure : tracé E.M.G. et E.K.G.

La durée de ces états de sommeil par rapport à la durée totale de l'enregistrement est de 10 à 15 % ; elle est de 15 à 20 % par rapport à la durée du sommeil.

CONCLUSION

Il existe chez le rat des états de sommeil comportemental avec activité thêta corticale, disparition de l'activité tonique des muscles de la nuque, ralentissement cardiaque, accéléra-

tion respiratoire, mouvements des vibrisses, assimilables à la phase rapide du sommeil du Chat.

L'existence de ces états périodiques de sommeil avec activité corticale analogue à celle d'un éveil intense a été confirmée par des études récentes de Caspers (1963), Swisher (1962) et de Roldan et Weiss (1962). Selon ces derniers auteurs, la durée moyenne de ces états de sommeil rapide serait de deux minutes et surviendraient toutes les 11 minutes.

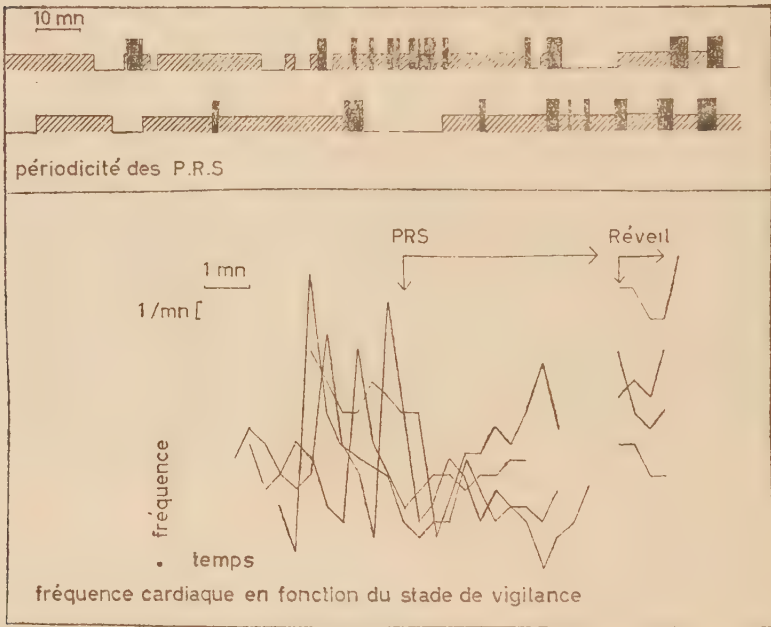


FIGURE 11

En haut : Périodicité des différentes phases du sommeil chez 2 rats enregistrés simultanément. Ligne de base : éveil. En hâchures : sommeil lent. En noir : phase rapide du sommeil. Echelle : 10 minutes.

Pourcentage respectif des phases rapides du sommeil, dans ces enregistrements : 15,6 % et 12,2 % par rapport à la durée totale de l'enregistrement.

En bas : Courbes de l'évolution du rythme cardiaque lors de l'installation de quatre phases rapides du sommeil successives et lors de la fin de celles-ci. On note que lors du stade de fuseaux qui précède la phase rapide du sommeil, le rythme cardiaque n'est pas stable ; les diminutions de fréquence correspondaient sur le tracé à des « amorces » de phases rapides du sommeil ; les augmentations à des réveils. Les fréquences cardiaques sont établies en valeur relative par rapport à la fréquence la plus basse lors de chaque phase rapide du sommeil.

Nous avons retrouvé ces états de sommeil rapide chez le rat épiphysectomisé. Leur taux est identique (15 %) à celui que présente le rat intact. L'injection de drogues, telle que la gamma butyro lactone, par voie I.P. à la dose de 15 mg/kg n'a pas permis de mettre en évidence d'effets spécifiques sur l'évolution, la durée et le pourcentage des différents états de sommeil. La durée moyenne s'est maintenue entre 15 % et 23 % par rapport à la durée du sommeil comportemental.

3° Etude des alternances veille-sommeil chez le Raton

Nous nous sommes proposés de vérifier sur une série de ratons, de la naissance à l'âge de 20 jours, l'existence de cet état de sommeil rapide, constaté chez le rat adulte. Etant donné les difficultés rencontrées, nous n'avons pas systématiquement étudié l'électrogénèse cérébrale chez cet animal.

Notre étude est restée strictement comportementale, avec comme témoin principal l'activité électro-myographique des muscles de la nuque enregistrée par deux électrodes piquées extemporanément. L'activité électro-corticale n'a été étudiée que chez quelques individus seulement.

RESULTATS

1° AU POINT DE VUE COMPORTEMENTAL, le raton éveillé présente des mouvements vermiculaires et de reptation jusqu'au 15^e jour, date à laquelle les paupières s'entre-ouvrent. Faisant suite à l'éveil, on note rapidement l'apparition d'un fléchissement postural au cours duquel l'animal est animé de secousses tonico-cloniques généralisées, de mouvements des pattes, des oreilles, de mouvements des yeux typiques et de mouvements de succion et de protrusion de la langue très caractéristiques. Cet ensemble de manifestations est en tout point assimilable à la phase rapide du sommeil du rat adulte.

La durée de cet état est variable (30 secondes à 3 minutes). Il lui fait suite un éveil comportemental, annoncé par un baillement, l'étirement du corps et objectivé par la reprise des mouvements de reptation. Après une phase d'immobilité, le raton présente à nouveau les manifestations périphériques de la phase rapide du sommeil.

2° ETUDE POLYGRAPHIQUE (Fig. 12 A).

L'enregistrement de l'activité des muscles de la nuque permet d'objectiver des secousses cloniques au cours de cette atonie généralisée. L'activité électro-myographique d'éveil disparaît et on note l'apparition de bouffées d'unités musculaires à la fréquence de 6-13/mn accompagnant les autres manifestations périphériques de la phase rapide du sommeil : mouvements des yeux, chute de la fréquence cardiaque de 380-400/mn à 300-310/mn et mouvements des muscles faciaux et péri-buccaux en particulier.

La durée moyenne de ces états, assimilables au point de vue comportemental au « sommeil sismique » du chaton, a été de 50 % par rapport au temps d'enregistrement (valeurs extrêmes 37 % et 67 %). Leur taux diminue nettement à partir de la 2^e semaine. Ce pourcentage élevé n'est dû qu'à la brièveté des intervalles (Fig. 12 B).

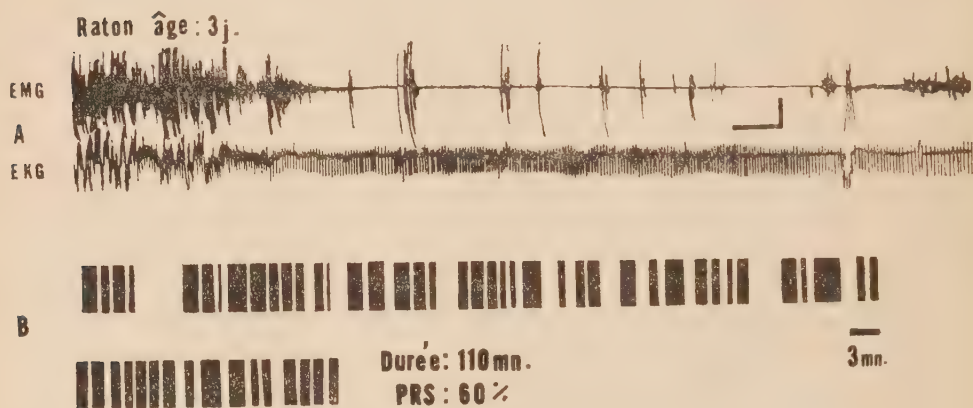


FIGURE 12

A : Enregistrement EMG des muscles de la nuque chez un raton de 3 jours. Activité d'éveil de haut voltage. Abolition de l'activité EMG au cours du « sommeil sismique » et artéfacts des secousses.

EKG : électrocardiogramme.

Cal. : 3 s. ; 50 microvolts.

B : Périodicité des PRS chez un raton de même âge. Pourcentage 60 %. Noter la brièveté des intervalles.

Echelle de temps : 3 mn.

DISCUSSION

Selon certains auteurs (Radouco-Thomas et al., 1961), le développement du comportement psycho-physiologique du raton débute au 15^e jour. Ils ont également observé l'existence de secousses cloniques généralisées (8-12/mn) de la naissance à la 2^e semaine, surchargeant l'E.E.G., mais ne les ont pas relié à un état de sommeil. La fréquence de ces secousses diminue au 15^e jour, moment où le tracé E.E.G., présente selon ces auteurs, tous les caractères du tracé adulte. Selon d'autres auteurs (Yoshii et Tsukiyama, 1951) ces caractères seraient seulement acquis à l'âge de 3 semaines.

La période critique du 15^e jour est marquée par l'entrée en fonction de l'activité sensorielle audio-visuelle et sur le plan biochimique par l'arrêt de l'accroissement de l'acide désoxyribonucléique (Discussion P. Mandel, Radouco-Thomas, 1961).

Ces secousses généralisées ne semblent pas pouvoir être l'expression de frissons dus au refroidissement de l'animal, car durant tous nos enregistrements, l'animal était placé à 25-30 cm d'une lampe le chauffant à la température de 30-33°C.

— *En conclusion* : il semble exister chez le raton, au point de vue comportemental et électro-myographique, de la naissance au 15^e jour, un état de sommeil analogue au « sommeil sismique » du chaton.

II. — Etude polygraphique du sommeil chez le lapin

Faure et al. (1961-1962) ont étudié le sommeil du Lapin dans le cadre d'études portant sur le comportement de cet animal au cours d'événements endocrino-génitaux. Ils s'appuient également sur l'expérimentation chronique et une méthodologie polygraphique.

Ces auteurs notent la difficulté de l'habituation de cet animal aux nouvelles conditions de milieu, imposées par l'expérimentation. Ils rapportent une étude précise et détaillée du comportement tel que nous avons également pu l'observer en partie.

1° Le sommeil spontané du Lapin

A) SOMMEIL LENT.

A l'état de veille, le comportement du lapin, placé en cage insonorisée, est fait d'investigations multiples, avec flairage, humage, léchage, entrecoupés de haltes et de phases de repos de durée variable. Au cours de ces états de repos, il se met « en boule » peut conserver les yeux ouverts, mais le regard semble « vague » (Albrecht Cl., 1962). Parallèlement l'E.E.G. s'enrichit rapidement d'une activité lente avec fuseaux et l'activité électro-myographique reste très alimentée. Cet aspect électro-cortical se maintient, mais il apparaît cependant difficile de définir avec exactitude s'il s'agit d'un état de repos, somnolence ou sommeil ?

Puis, l'animal s'allonge et la relaxation s'accroît, avec occlusion des paupières, chute de la tête sur le sol et parallèlement, chute des oreilles, et graphiquement, aplatissement de l'électro-myogramme et ralentissement respiratoire.

B) PHASE RHOMBENCÉPHALIQUE.

Faisant suite à la phase d'ondées lentes et de fuseaux, cette phase est caractérisée par une modification comportementale brutale, annoncée par la chute complète des oreilles (précédant la disparition complète de l'activité tonique) et qui semble être, selon Faure - Albrecht, le critère le plus valable annonçant la phase rapide du sommeil.

L'effondrement postural est alors total. Le lapin présente des tressaillements, des soubressauts et des secousses du corps, de la tête, des pattes et des paupières. Le rythme respiratoire est accéléré et le rythme cardiaque ralenti.

L'électro-corticogramme révèle une activité rapide des régions antérieures et un rythme sinusoïdal à 7-8 c/s du cortex limbique. Cette activité peut précéder de quelques secondes la résolution de l'activité électro-myographique.

Cet état, désigné par ces auteurs du nom de « Phase paradoxale » du sommeil (P.P.S.), en raison de la dominance du

rythme à 7-8 c/s est en tout point assimilable à la phase rapide du sommeil du chat.

Sa durée est brève, de 3 à 7 minutes (entre 3-16 %).

C) LE RÉVEIL.

Au réveil, trois éventualités peuvent se produire :

a) *Après une phase rapide de sommeil*, le lapin peut présenter un court éveil électro-corticographique et retomber dans le sommeil lent.

b) *Mais dans 60-70 % des cas, il présente un comportement particulier* et qui lui semble propre : il s'agit d'une conduite d'allure olfacto-bucco-ano-génito-sexuelle décrite par Faure (1956-1957) (O.B.A.G.S.) et au cours de laquelle l'animal se livre à des léchages du périnée, avec succion et coprophagie et boulimie forcenée, saisissant et mangeant tous les objets environnants.

Sawyer et Kawakami (1958-1959) ont également observé cet ensemble comportemental et lui ont attribué le nom de « post-réaction électro-encéphalographique » (P.R.E.E.G.).

Précédent le comportement d'allure automatique d'hyperphagie, Sawyer décrit une phase en tous points analogue et semble-t-il assimilable à la « phase paradoxale » du sommeil (selon Faure). Au cours de celle-ci, le lapin présente un état de torpeur prononcé avec suppression du tonus postural, secousses des mâchoires, soubresauts, et paradoxalement, activité corticale d'éveil avec thêta à 7-8 c/s dans l'hippocampe et le cortex limbique et activité rapide microvoltée dans le cortex antérieur.

Selon Faure (1960), somnolence, sommeil, « phase paradoxale » du sommeil et activité O.B.A.G.S. avec coprophagie paraissent être les actes d'un seul phénomène.

Activité O.B.A.G.S. et P.R.E.E.G. sont considérées comme dépendant de la vie endocrinienne de la lapine.

2° Facteurs déclenchants de la « phase paradoxale » du sommeil (aspects hormonaux)

Selon Faure et Albrecht (1962-1963), les interrelations hormones-sommeil paraissent plus étroites chez le lapin que chez d'autres espèces et le sommeil de cet animal paraît en relation avec son équilibre hormonal.

a) *Les hormones post-hypophysaires* qui déclenchent la « post-réaction électro-encéphalographique », ocytocine et hormone anti-diurétique, favorisent l'apparition isolée de la « phase paradoxale » du sommeil et le maintien de sa longue durée (jusqu'à 40 minutes après injection de 100 mUI/kg).

b) *L'hormone anti-diurétique* (A.D.H.) injectée à la dose de 100-125 mUI/kg semble également favoriser l'augmentation du taux de sommeil lent et de la P.P.S. et induit en plus une attitude qui ne se voit pas habituellement chez le lapin et qui est celle du chat profondément endormi, c'est-à-dire le corps enroulé en demi-cercle.

c) *D'autres substances pharmacologiques* favoriseraient l'apparition de cet état de sommeil.

Faure (1961) rapporte un exemple de facilitation importante de la « phase paradoxale » du sommeil par la Diéthylamide de l'acide lysergique (L.S.D. 25) injecté quotidiennement pendant 15 jours à la dose de 0,05 mg/kg. Il est une hypothèse qui tend à faire jouer à L.S.D. une action élective sur la réticulée rhombencéphalique.

Cependant, le déclenchement de la « phase paradoxale » du sommeil par injection d'hormones neuro-hypophysaires semble soumis à certains délais et paraît également variable d'un animal à l'autre. Il dépend, en outre, de l'état de l'animal qui les reçoit. La durée de ces phases de sommeil, sous hormones, varie de 50 secondes à 5 minutes.

3° « Phase paradoxale » du sommeil déclenchée par stimulation du Mésencéphale

Les expériences de stimulations électriques brèves, itératives et de faible voltage de certaines régions du Mésencéphale et de la Protubérance (Noyau Réticulaire Pontis Caudalis (R.P.C.) ont permis de reproduire la « phase paradoxale » chez le lapin. Mais les stimulations de ces points par des paramètres plus légers déclenchent également des « post-réactions électro-encéphalographiques ».

Lorsque la stimulation porte sur un niveau inférieur de l'encéphale, voisin de la Protubérance (voisin donc du R.P.C.), c'est le plus souvent une « phase paradoxale » du sommeil pure et de longue durée qui apparaît. La composante O.B.A.G.S. est faible ou inexistante.

Par contre, plus le niveau de la stimulation est éloigné de la Protubérance, plus c'est une « post-réaction électro-encéphalographique » qui est évoquée, où la composante analogue au sommeil paradoxal peut même être très brève (Albrecht, 1962).

Pour expliquer les faits spontanés et expérimentaux concernant le sommeil et la vie endocrino-génitale du lapin, Faure suggère la mise en jeu d'un « circuit tegmento-ponto-mésencéphalo-hypothalamo-septo-habénulo-tegmento-mésencéphalo-pontique » branché sur le « centre » rhombencéphalique de Jouvét.

4° Importance de l'habituation dans l'apparition du sommeil spontané du lapin

L'apparition spontanée des différents états durables de sommeil chez le lapin semble nécessiter une habitude de longue durée aux conditions de milieu et d'expérimentation.

De nombreux facteurs liés à l'environnement peuvent influencer son comportement ; les uns favorisent l'apparition du sommeil : éclairage, température, silence, respect de l'organisation des territoires que l'animal s'est aménagés.

D'autres facteurs gênent cette accoutumance : insécurité, bruit, odeurs étrangères.

Certains facteurs liés au sexe, à la race et à l'âge semblent intervenir, de même que des facteurs intercurrents saisonniers.

Un sommeil durable et spontané apparaît après un délai plus court (2 à 8 jours) chez la femelle que chez le mâle.

Cette habitude longue s'explique selon Faure, qui classe le lapin dans la catégorie des animaux « chassés », par le fait que cet animal est en état de méfiance permanente.

Nos propres observations nous conduisent à nous rallier à cette conception, car si nous avons pu vérifier l'existence du comportement d'investigations et de conduites alimentaires auxquelles se livre l'animal, ainsi que les états de grand repos ou de somnolence qui leur succèdent, nous n'avons pu observer à différentes reprises que des amorces brèves de 1 à 10 secondes, de « phase paradoxale » du sommeil, avec réveil brutal de l'animal, semble-t-il inspiré par la peur.

Les conditions expérimentales dans lesquelles nous nous plaçons ne tenaient pas suffisamment compte des nombreux facteurs cités par Faure et influençant le comportement et l'habitude.

CONCLUSION

Le lapin mâle ou femelle peut donc présenter spontanément des états de sommeil lent (60 %) et rapide (7 % en moyenne) à condition qu'il soit placé dans un milieu favorable. Une habitude longue semble être un élément indispensable à l'apparition du sommeil spontané chez cet animal.

La « phase paradoxale » du sommeil du lapin peut survenir isolément ou être associée à un comportement olfacto-bucco-ano-génito-sexuel. Dans ce cas, trois états se succèdent : sommeil lent - sommeil rapide sinusoïdal, assimilé à la « phase paradoxale » du sommeil + conduite olfacto-sexuelle avec coprophagie et boulimie. Cette succession constitue la « post-réaction électro-encéphalographique » de Sawyer et Kawakami.

CHAPITRE VIII

ETUDE DU SOMMEIL CHEZ LES CARNIVORES

Nous avons rappelé au Chapitre Premier les études, effectuées chez le chat, qui ont conduit à admettre l'existence de deux états différents au cours du sommeil physiologique.

Les recherches effectuées chez le *Chien* ont permis de confirmer ces résultats (Shimazono et al., 1960). Ces auteurs ont étudié 20 chiens adultes et ont également remarqué l'apparition périodique de P.R.S. associées à une activité rythmique hippocampique et à des manifestations périphériques (mouvements des yeux, mouvements des vibrisses) et végétatives (tachycardie). La durée moyenne de cet état de sommeil est de 20 % par rapport au sommeil lent. Bien que ces auteurs aient qualifié cet état de sommeil léger, il ne fait pas de doute (et ces auteurs l'ont reconnu) qu'il s'agit de « Phases Rhombencéphaliques ».

Bonamini et al. (1962) ont également mis en évidence chez le chien des états de sommeil rapide. Les résultats et les périodicités (19,9 %) qu'ils rapportent sont analogues à ceux des auteurs japonais.

Ces résultats ont été confirmés (Mme D. Jouvet, 1962) à l'Institut de Physiologie sur des chiens spinaux ou ayant subi diverses déafférentations nerveuses dans le laboratoire du Professeur Chatonnet.

Conclusion

Il ne fait pas de doute que le chien présente, comme le chat, des états de sommeil avec activité corticale analogue à celle de l'éveil.

Il est intéressant de remarquer, à ce sujet, que les propriétaires de chiens, en particulier les chasseurs, ont depuis longtemps reconnu chez cet animal les manifestations périphériques caractéristiques de la P.R.S., et lui ont attribué la faculté de rêver.

CHAPITRE IX

ETUDE DU SOMMEIL CHEZ LES PRIMATES

I. — Etude polygraphique du sommeil chez le Singe

A. ETUDE DU SOMMEIL CHEZ LE MACAQUE.

Weitzmann (1961) a étudié le sommeil chez trois macaques (*Macaca mulatta*), porteurs d'électrodes corticales et oculaires chroniques. Au cours de périodes ininterrompues de 8 heures de sommeil, il a constaté la survenue périodique d'états de sommeil au cours desquels l'activité E.E.G. était rapide, identique à celle de l'éveil et se différenciait bien de l'activité lente du sommeil classique. La durée moyenne de ces états, survenant au cours d'un comportement de sommeil était de 4 à 5 minutes et leur durée par rapport au sommeil lent de 16 %. Ils ont également noté la présence de mouvements rapides, conjugués des yeux, sous les paupières entrouvertes. Ces périodes furent assimilées par ces auteurs à la P.R.S.

B. ETUDE DU SOMMEIL CHEZ LE CHIMPANZÉ.

Adey, Kado et Rhodes (1963) mettent en évidence chez cet animal des périodes de sommeil qu'ils qualifient de « paradoxales » et qui sont caractérisées par une activité corticale rapide analogue à celle de l'éveil et des mouvements rapides des yeux. Ces auteurs n'ont pas étudié, pour des raisons techniques, l'activité électro-myographique des muscles de la nuque, car le chimpanzé a toujours retiré ses électrodes.

Ils ne retrouvent pas l'existence d'une activité rythmique lente au niveau de l'hippocampe, mais décrivent l'apparition, au niveau du noyau amygdalien, de deux types d'activité (avec ou sans fuseaux) au cours de la P.R.S. chez le chimpanzé. Ils proposent ainsi deux types de P.R.S. chez cet animal.

Ils n'apportent pas de document précis relatif à la périodicité, mais à la vue de leurs tracés et après discussion avec l'un d'eux, M. J.-M. Rhodes, il ne fait pas de doute que la P.R.S. existe chez le chimpanzé.

Quant à l'état de sommeil lent, il semble que l'on puisse reconnaître au moins deux stades, l'un caractérisé par des fuseaux corticaux et sous-corticaux, l'autre par des ondes lentes à 1-2 c/s.

CONCLUSION

Le chimpanzé, un des primates les plus évolués, constitue une espèce très intéressante pour aborder le problème du sommeil chez l'homme. Les conclusions qui seront tirées de l'étude E.E.G. sous-corticale, doivent permettre dans un proche avenir d'élucider les problèmes que pose, chez l'homme, la « Phase Rhombencéphalique » du sommeil : les périodicités de cet état de sommeil sont, dès à présent, comparables chez ces Primates.

II. — Aspects électro-encéphalographiques des états de sommeil chez l'Homme

Nous rappellerons brièvement quelques-uns des nombreux travaux consacrés à l'étude du sommeil chez l'Homme (Loomis et al., 1938 ; Dement et Kleitmann, 1957 ; Mme D. Jouvet, 1962).

En 1957, Dement et Kleitmann découvrent l'existence de cycles dans le sommeil chez l'homme et l'apparition au cours de celui-ci d'une phase particulière : phase de mouvements des yeux. Ils classent ces états de sommeil en 4 stades qui sont, selon leur terminologie :

Stade I (Fig. 13). — Il représente le premier stade d'endormissement ; il fait suite à la disparition du rythme alpha. Il est caractérisé par une activité électro-corticale rapide et de bas voltage, sans fuseaux, ni « K complex ». Des mouvements des yeux horizontaux lents peuvent apparaître à ce stade.

Stade II. — Ce stade est caractérisé par l'apparition de fuseaux, d'ondes lentes groupées « K complex » spontanés ou

provoqués par des stimulations auditives, et parfois d'un rythme thêta.

Stade III. — On note des ondes lentes diffuses associées aux fuseaux.

Stade IV. — Il est marqué par la disparition des fuseaux, remplacés par des ondes lentes diffuses et de grande amplitude.

Dans ce contexte, l'état de sommeil avec mouvements rapides des yeux (M.R.Y.) (Dement et Kleitmann) ou phase paradoxale de Jouvét s'individualise nettement tant au point de vue polygraphique que comportemental.

La phase paradoxale survient dans 70 % des cas après un stade II de sommeil et dans 20 % après un stade III.

L'activité E.E.G. est microvoltée. On note l'absence de tout fuseau et « K Complex », mais l'existence, pratiquement dans tous les cas, au niveau des régions antérieures et du vertex, d'ondes crochétées à 3-4 c/s « en dent de scie » qui apparaissent par bouffées, précédant les mouvements rapides des yeux ou persistant pendant leur déroulement. Des ondes rapides et microvoltées de haute fréquence (13-22 c/s) s'inscrivent entre les bouffées d'ondes carrées.

Cet état s'individualise encore par des phénomènes périphériques caractéristiques.

Les mouvements rapides des yeux qui le caractérisent sont en tout point semblables à ceux observés chez le Chat. Ce sont des mouvements rapides ou verticaux, de type nystagmiforme, apparaissant par bouffées. L'étude de ces mouvements rapides des yeux au cours du sommeil a été approfondie par Jeannerod et Mouret (1962) à l'aide de la méthode des dérivations externes. Après comparaison des mouvements des yeux au cours de la veille (mouvements d'observation et de mémorisation) et du sommeil, leurs résultats révèlent que si la vitesse des mouvements rapides des yeux observés au cours de la phase rapide du sommeil est très différente de celle des mouvements rapides des yeux observés au cours de l'observation, rien ne permet par contre de distinguer statistiquement les mouvements des yeux au cours de la mémorisation, des mouvements des yeux au cours de la phase rapide du sommeil.

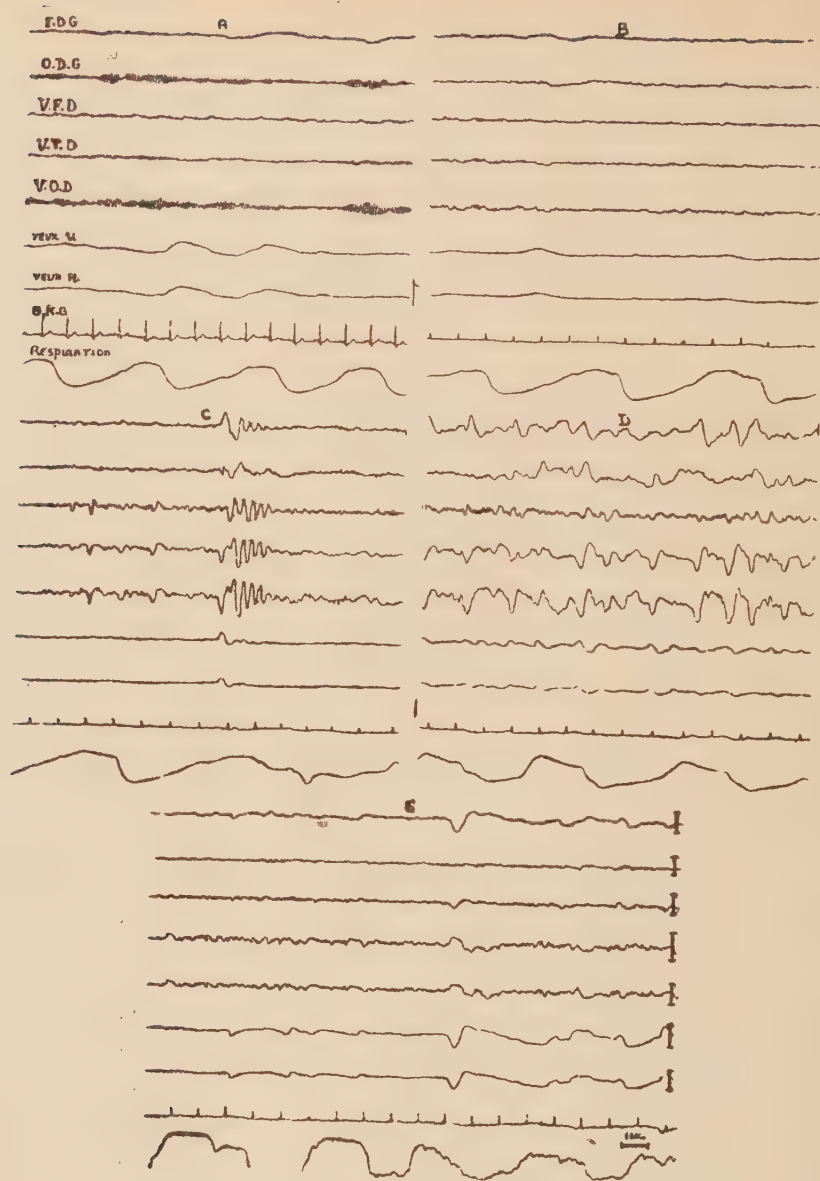


FIGURE 13

Exemple de tracé polygraphique pris au cours du sommeil chez l'homme.

A : Veille avec rythme alpha.

B : Stade 1 : endormissement.

C : Stade 2 : « K complex » au niveau du vertex provoqué par stimulation auditive.

D : Stade 4 : ondes delta lentes diffuses de haut voltage (les variations observées sur les lignes oculaires sont dues à des effets du champ et non à des mouvements oculaires).

E : PRS : remarquer « l'aplatissement » et la rapidité du rythme, les mouvements des yeux et l'irrégularité respiratoire.

Cal. : 1 s. ; 50 microvolts.

Le rapport avec l'imagerie visuelle et le phénomène onirique a été invoqué (Dement et Wolpert, 1958). En recherchant l'évocation de « souvenirs de rêve » par des réveils provoqués au cours de la phase rapide du sommeil, Mme D. Juvet (1962) a montré qu'il existait 43,9 % de souvenirs de rêve au cours de cette phase, contre 53,6 % de non souvenir et 2,4 % d'impression de rêve, chez les sujets étudiés.

D'autres modifications apparaissent au cours de cet état de sommeil qui constitue 17 % du temps du sommeil total :

Le rythme cardiaque augmente en général, le rythme respiratoire devient irrégulier et le seuil d'éveil est plus élevé que pendant les autres stades.

Enfin, l'existence de cet état de sommeil a été démontrée (Pellin et Juvet, 1960) dans des syndromes pathologiques de décortication et de décérébration avec décortication fonctionnelle.

La durée moyenne de ces états de sommeil est de 20 % chez l'adulte et de 50 % chez le nouveau-né.

CHAPITRE X

DISCUSSION GENERALE

Nous éliminerons le problème de l'existence de la P.R.S. chez les Equidés, car les données retrouvées dans la littérature ne nous semblent pas suffisamment précises pour infirmer ou confirmer l'existence d'un tel état chez cette espèce.

Nous mesurons la difficulté qui consiste à vouloir comparer les états de sommeil d'espèces différentes. Etant donné l'ignorance actuelle des mécanismes qui président à l'apparition de la P.R.S., on ne peut émettre que des hypothèses pour expliquer les variations de cet état chez les diverses espèces.

Il apparaît certain que la P.R.S. existe chez tous les Mammifères étudiés, du plus primitif (oppossum : 20 %, communication personnelle de MM. Snyder et Hobson) à l'homme (20 %).

La durée de cet état est plus réduite chez les Ruminants adultes (6,6 %) mais est équivalente, chez les nouveaux-nés de cette espèce (17 %), à celle des autres Mammifères. Cette réduction au cours de l'ontogenèse peut également être observée chez les Rongeurs, les Carnivores et l'Homme. L'explication de cette réduction nous est fournie par l'étude ontogénique (Valatx, 1963).

En effet, le dénominateur commun que nous retrouvons, pour expliquer le pourcentage élevé de cet état de sommeil aux âges initiaux est l'alimentation lactée qui est à la base du développement psycho-physiologique de l'agneau, du raton, du chaton, du chiot et de l'enfant. En attendant que cette hypothèse de travail soit contredite, on peut supposer que « qui boit du lait, fait des P.R.S. » ! Elle permettrait d'expliquer le faible pourcentage de P.R.S. des granivores adultes, chez lesquels cependant des particularités anatomo-physiologiques semblent être à l'origine du rythme de sommeil propre à cette espèce.

Chez les Mammifères, et en attendant d'être en possession de données plus précises, on peut admettre que c'est à partir du moment où se différencient les nourritures qu'apparaît une différenciation des sommeils. Cette distinction, basée sur l'alimentation, ne met pas obligatoirement en jeu une différenciation chimique, cependant pour stocker le même nombre de calories, un herbivore doit mettre en jeu 8 heures de prise de nourriture et 8 heures de rumination par jour, alors qu'il faut 1 heure à un homme, 30 minutes à un chat et 15 minutes à un rat.

Toutes les espèces ne présentent pas le même rythme de sommeil. Les Herbivores au cours d'un sommeil nocturne habituel, manifestent des P.R.S. courtes et peu fréquentes. L'état de sommeil lent semble être le plus habituel chez cette espèce.

L'existence de la P.R.S. chez les Rongeurs ne fait pas de doute ; le rythme de sommeil est également différent de celui du chat ; les P.R.S. sont brèves mais de grande fréquence. Le rat, animal à activité nocturne, dort une partie du jour et l'état de sommeil rapide apparaît avec un maximum de fréquence aux environs de 17 heures, moment où l'actographie montre que l'activité de cet animal est très diminuée. Nous avons pu également observer cet état de sommeil chez des rats en parabiose, enregistrés simultanément, mais il ne nous a pas été possible de vérifier son existence chez les rats décérébrés car ils n'ont pas survécu.

Le sommeil du Lapin, animal à activité diurne, semble être, selon Faure (1963) en relation (surtout chez la lapine) avec l'état hormonal de l'animal. Il présente des P.R.S. de courte durée et de faible fréquence. Au réveil s'associe un comportement automatique olfacto-bucco-ano-génito-sexuel propre à cette espèce.

Comme de nombreuses espèces animales, l'Homme, soumis aux influences du rythme nycthéméral, repousse dans la nuit son état de sommeil rhombencéphalique. Il apparaît surtout au cours de la seconde partie de la nuit et à l'aube, mais il peut aussi se manifester au cours d'une sieste diurne. Cet état de sommeil rhombencéphalique dont la fréquence par rapport au sommeil comportemental est variable selon les espèces animales, est réduit dans des proportions importantes si on le

calculé par rapport à l'ensemble du nyctémère, ses valeurs sont alors les suivantes :

- Herbivores : 2 à 3 %.
- Rongeurs : 5 à 6 %.
- Homme : 6 à 9 %.
- Carnivores : 10 à 15 %.

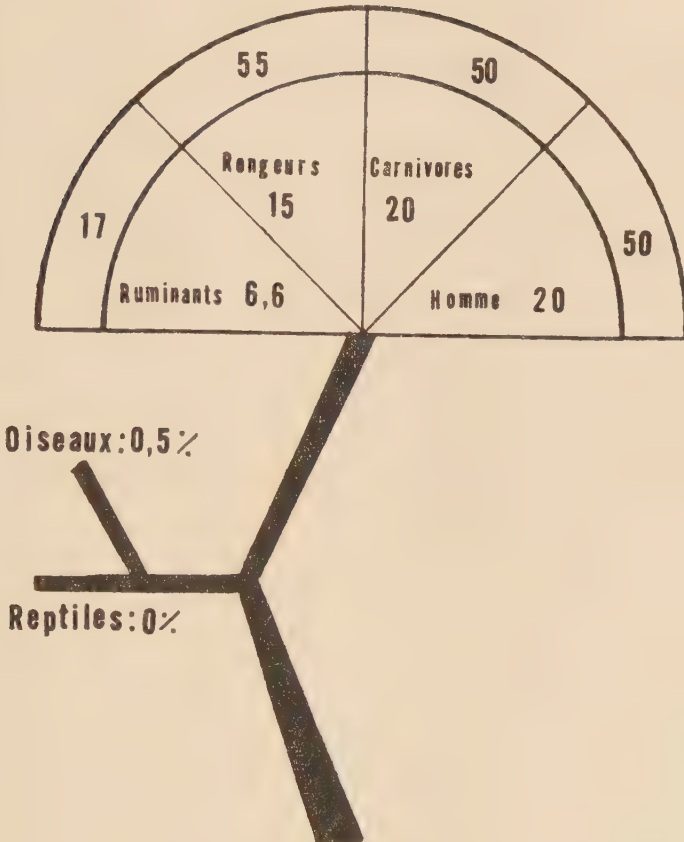


FIGURE 14

Schéma phylogénétique représentant, PAR RAPPORT AU SOMMEIL TOTAL, le pourcentage des états de sommeil rhombencéphalique chez les individus adultes des différentes espèces.

Les chiffres externes représentent le pourcentage de P.R.S. chez les nouveau-nés de ces mêmes espèces.

Calculé de la même façon, ce taux reste cependant élevé chez les nouveau-nés à la mamelle :

- Agneau : 8,5 %.
- Raton, Chaton et Enfant : 22 à 26 %.

De nombreuses investigations chez l'homme (Dement et Kleitmann, 1957) (Thèse de Mme Jouvét, 1962) (Roffwarg et al., 1962), tendent à prouver que la P.R.S. serait le support physiologique de l'activité onirique. Mais étant donné le mystère total qui entoure encore cette activité, il est impossible de préciser si les autres espèces animales présentent au cours de cet état de sommeil, l'équivalent subjectif de l'activité onirique de l'homme. Cependant, sans vouloir aborder les problèmes de Psycho-Physiologie, nous pouvons supposer qu'il peut, tout comme chez l'homme, exister un « contenu » de l'activité onirique. L'apprentissage met en effet en évidence l'existence de nombreux types de mémoires chez les animaux. Personne, d'autre part, ne leur conteste le sens de la vision. Possédant ces deux facultés, pourquoi ne présenteraient-ils pas le « contenu » du rêve ? Ce problème ne paraît pas pouvoir être résolu dans l'immediat.

Nous mesurons la fragilité des hypothèses qui voudraient expliquer la fonction de la P.R.S. qui semble apparaître chez les Oiseaux et être constante chez les Mammifères. Le mystère sera en partie levé le jour où seront connus les mécanismes qui président à son apparition.

<i>Caractères de la P.R.S.</i>	<i>Tortue</i>	<i>Oiseaux</i>	<i>Ruminants</i>	<i>Rongeurs</i>	<i>Carnivores</i>	<i>Primates</i>
Activité corticale rapide ..	0	+	+	+	+	+
Abolition de l'EMG des muscles de la nuque	+	±	+	+	+	?
Manifestations végétatives : — Ralentissement ou irrégularité respiratoire .. — Bradycardie	+	+	+	+	+	+
— Diminution de la motricité réticulaire	+	+	+	+	+	±
Phénomènes phasiques : — M. Y.	0	+	+	+	+	+
— Mouvements des extrémités	0	+	0	+	+	+
Pourcentage par rapport au sommeil total	0	0,2-0,4 %	6,6 %	15 %	20 %	20 %
Pourcentage des nouveau-nés	?	0,4-0,6 %	17 %	50 %	50 %	50 %

TABLEAU SYNTHÉTIQUE

CONCLUSIONS

1. Il a été mis en évidence, récemment, deux états de sommeil chez le chat : un état de sommeil lent et un état de sommeil avec activité corticale analogue à celle de l'éveil, ou « Phase Paradoxale » ou « Phase Rhombencéphalique du Sommeil ».
2. Ce travail a pour but de rechercher et d'objectiver ces deux états de sommeil chez des espèces différentes.
3. Chez les Reptiles, si l'existence d'un état de sommeil lent ne fait aucun doute, il est par contre impossible, selon les critères comportementaux et électro-encéphalographiques que nous nous sommes fixés, de mettre en évidence des « Phases Paradoxaes » du Sommeil.
4. Chez les Oiseaux, les états de sommeil lent sont facilement identifiables mais il existe également de très courtes périodes de sommeil d'une durée moyenne de 6 secondes, que l'on peut assimiler à la « Phase Paradoxale » sur des données électro-encéphalographiques et comportementales. Leur pourcentage par rapport au sommeil n'excède pas 0,4 à 0,6 % chez le poussin.
5. Chez tous les Mammifères (nous faisons état de travaux personnels : Rats - Ratons ; de travaux réalisés à l'Institut de Physiologie : Chat - Chien - Agneau ; ou de données recueillies dans la littérature), la « Phase Rhombencéphalique » peut être facilement mise en évidence. La durée de cet état de sommeil constitue par rapport au cycle nycthéméral :
 - 2 à 3 % chez les Herbivores (Mouton).
 - 5 à 6 % chez les Rongeurs (Rat).
 - 6 à 9 % chez les Omnivores (Homme).
 - 10 à 15 % chez les Carnivores (Chat).

Ce taux s'élève de façon importante chez les animaux à la mamelle. Il est alors de :

- 8,5 % chez les Agneaux.
- 25 % chez les Ratons.
- 25 % chez les Omnivores.
- 25 % chez les Chatons.

6. Ces données sont discutées en fonction des résultats apportés par l'étude ontogénétique du sommeil. Ils permettent d'affirmer que la « Phase Paradoxe » est un état de sommeil qui semble apparaître chez les Oiseaux et paraît constant chez les Mammifères.

Vu :

Le Doyen,

J.-F. CIER

Vu :

Le Président de la Thèse,

A.-H. HERMANN.

Vu et permis d'imprimer : Lyon, le 28 Novembre 1963.

LE RECTEUR, PRÉSIDENT DU CONSEIL DE L'UNIVERSITÉ,
P. LOUIS

BIBLIOGRAPHIE

- ADEY W.-R., KADO R.-T., RHODES J.-M. — Sleep : Cortical and subcortical recording, in the Chimpanzee. *Science*, 1963, 141 : 932-933.
- ALBRECHT C. — Rôle du mésencéphale dans la phase « paradoxale » du sommeil chez le lapin. *Thèse de Médecine*, Bordeaux, 1962.
- BALCH C.-C. — Sleep in Ruminants. *Nature, London*, 1955, 175 : 940-941.
- BELL F.-R. — The électroencephalogram of Goats and Ruminants. *Brit. J. animal, Behav.*, 1960, 2 : 39-42.
- BONAMINI F., DE CAROLIS V., PASTORINO P., ROSSI G.-F. — Ricerche elettro-fisiologiche sul sonno del cane e del coniglio. *Rivista di Neurol.*, 1962, 8 : 394-413.
- BOULENGER G.-A. — Les Batraciens. *Encyclo. Sci.*, in-16, Paris, 1910.
- CASPERS H. — Shifts of the cortical steady potential during various stages of sleep. In Aspects Anatomo-fonctionnels de la Physiologie du sommeil. *C.N.R.S. Lyon*, à paraître.
- DEMENT W. — The occurrence of low voltage, fast, electroencephalogram pattern during behavioral sleep in the cat. *E.E.G. Clin. Neur.*, 1958, 10 : 291-296.
- Dream recall and eye movements during sleep in schizophrenics and normals. *J. nerv. ment. Dis.*, 1955, 122 : 263-269.
- DEMENT W. and KLEITMANN N. — Cyclic variations in the E.E.G. during sleep and their relation to eye movements, body motility dreaming. *E.E.G. Clin. Neurophysiol.*, 1957, 9 : 673-690.
- DEMENT W. and WOLPERT E.-A. — The relation of eye movements, body motility and external stimuli to dream content. *J. Exp. Psychol.*, 1958, 55 : 543-553.
- FABRE J.-M. — Souvenirs entomologiques. 1^{re} s., XV (les Ammophyles) ; 5^e s., XXII (l'Empuse), 1902.
- FAURE J. — Rôle du mésencéphale dans la phase « paradoxale » du sommeil du lapin. *J. Physiol.*, Paris, 1962, 54 : 333-334.

- Le sommeil « paradoxal » du lapin dans ses aspects anatomo-fonctionnels et hormonaux. In Aspects anatomo-fonctionnels de la physiologie du sommeil. *C.N.R.S. Lyon*, à paraître.
- FAURE J., BENSCH C. et VINCENT D. — Rôle d'un système mésencéphalo-limbique dans la « phase paradoxale » du sommeil chez le lapin. *C.R. Soc. Biol.*, 1962, 156 : 70-73.
- Au sujet des mécanismes responsables du comportement olfacto-bucco-génito-sexuel du lapin ; ses rapports avec le sommeil. *C.R. Soc. Biol.*, 1962, 156 : 629-632.
- FAURE J., BENSCH C., ALBRECHT C. et VIGNERON G. — Action des formations mésencéphalo-limbiques et habénulaires dans les activités olfacto-bucco-ano-génito-sexuelles chez le lapin libre et éveillé. *J. Physiol.*, 1962, 54 : 334-335.
- FAURE J., VINCENT J., LE NOUEN J. et GEISSMANN P. — Sommeil lent et stade paradoxal chez le lapin des deux sexes : rôle du milieu. *C.R. Soc. Biol.*, 1963, 157 : 799-804.
- GARCIA-AUSTT E. Jr. — Development of electrical activity in cerebral hemispheres of the chick embryo. *Soc. Exp. Biol. and Med.*, 1954, 86 : 348-352.
- HERMANN H. et MERKLEN L. — A propos des suppléances respiratoires et fonctionnelles Effet de la suppression fonctionnelle d'un poumon chez les Chéloniens. *C.R. Soc. Biol.*, 1920, 83 : 1633-1634.
- HESS R., KOELLA W.-P., AKERT K. — Cortical and subcortical recordings in natural and artificially induced sleep in cats. *E.E.G. Clin. Neurophysiol.*, 1953, 5 : 75-90.
- HODGE C.-F. and AKINS A. — The daily life of a Protozoan. A study in comparative psychophysiology. *Amer. J. Physiol.*, 1895. VI : 524-533.
- JANSSENS F.-A. — Observations sur les mouvements des flagelles de la *Polytoma Uvella*. *C.R. Soc. Biol.*, 1920, 83 : 296-299.
- JEANNEROD M. et MOURET J. — Etude des mouvements oculaires observés chez l'Homme au cours de la veille et du sommeil. *C.R. Soc. Biol.*, 1962, 156 : 1407-1410.
- JOUVET D. — La phase Rhombencéphalique du sommeil. Ses rapports avec l'activité onirique. *Thèse de Médecine*, Lyon, 1962.
- JOUVET D. et VALATX J.-L. — Etude polygraphique du sommeil chez l'agneau. *C.R. Soc. Biol.*, 1962, 156 : 1411-1414.
- JOUVET D., VALATX J.-L. et JOUVET M. — Etude polygraphique du sommeil du chaton. *C.R. Soc. Biol.*, 1961, 155 : 1660-1664.

- JOUVET M. — Recherches sur les structures nerveuses et les mécanismes responsables des différentes phases du sommeil physiologique. *Arch. Ital. Biol.*, 1962, 100 : 125-206.
- Telencephalic and rhombencephalic sleep in cat. In : the nature of sleep. A Ciba Foundation Symposium, London, 1961 : 188-208.
- JOUVET M. et MICHEL F. — Recherches sur l'activité électrique cérébrale au cours du sommeil. *C.R. Soc. Biol.*, 1958, 152 : 1167-1170.
- Correlations électro-myographiques du sommeil chez le chat décortiqué et mésencéphalique chronique. *C.R. Soc. Biol.*, 1959, 153 : 422-425.
- Déclenchement de la phase paradoxale du sommeil par stimulation du tronc cérébral chez le chat intact et mésencéphalique chronique. *C.R. Soc. Biol.*, 1960, 154 : 636-641.
- JOUVET M., MICHEL F., COURJON J. — Sur la mise en jeu de deux mécanismes à expression E.E.G. différente au cours du sommeil physiologique chez le chat. *C.R. Séances Acad. des Sciences*, 1959, 248 : 3043-3045.
- Aspects E.E.G. de deux mécanismes inhibiteurs, télencéphalique et rhombencéphalique mis en jeu au cours du sommeil. *J. Physiol.*, 1959, 51 : 490-492.
- Sur un stade d'activité électrique cérébrale rapide au cours du sommeil physiologique. *C.R. Soc. Biol.*, 1959, 153 : 1024-1028.
- JOUVET M., MICHEL F. et MOUNIER D. — Analyse E.E.G. comparée du sommeil physiologique chez le Chat et chez l'Homme. *Rev. Neurol.*, 1960, 103 : 189-205.
- KAWKAMI M. and SAWYER C.-H. — Introduction of behavioural and electroencephalographic changes in the Rabbit by hormone administration of brain stimulation. *Endocrinology*, 1959, 65 : 631-643.
- KAYSER. — Ch. — Le Sommeil. *J. Physiol.*, Paris, 1949, 41 : 160.
- KLEIN M., MICHEL F. et JOUVET M. — Etude polygraphique des états de sommeil chez les Oiseaux. *C.R. Soc. Biol.*, 1963. A paraître.
- LAFONT A. — Journal d'observation sur les animaux marins, 8, 1870.
- LOOMIS A.-L., HARVEY E.-N. and HOBART G. — Distribution of disturbance patterns in the human E.E.G. with special reference to sleep. *J. Physiol.*, 1938, 1 : 413-430.
- MAGOUN H.-W. — Caudal and encephalic influences of the brain stem reticular formation. *Physiol. Rev.*, 1960, 30 : 459-474.

- MICHEL M., KLEIN M., JOUVET D. et VALATX J.-L. — Etude polygraphique du sommeil chez le Rat. *C.R. Soc. Biol.*, 1961, 155 : 2389-2392.
- MOEBIUS K. — Der Verhalten einiger Fische bei Nacht. *Zoolog. Garten*, 1867, 8 : 148-150.
- MUNRO J. — Sleep in sheep. *Proc. Brit. Soc. Animal Produc.*, 1957 : 71-75.
- MOURET J., JEANNEROD M. et JOUVET M. — L'activité électrique du système visuel au cours de la phase paradoxale du sommeil chez le Chat. *J. Physiol.*, 1963, 55 : 305-306.
- PEARL R. — The Movements and Reactions of fresh-water Planarians. A study in animal Behavior. *Quater J. of Micros. Sci* ; 1903, 46 : 509-714.
- PELLIN B. — Sommeils et « Comas ». Etude polygraphique des différentes phases du sommeil dans les troubles de conscience chroniques. *Thèse de Médecine*, Lyon, 1960.
- PERRIER E. — Observations dans une discussion sur la mémoire du temps chez les Abeilles. *B.I.P.*, 1906, 6^e a. : 266-267.
- PICTET A. — Observations sur le Sommeil des Insectes. *Arch. Psychol.*, 1904, III, 12 : 337-356.
- PIERON H. — Le problème physiologique du Sommeil. Paris. Masson éd., 1913.
- RADOUCO-THOMAS C., MARTIN F., CHAUMONTET J.-M. et ROYO D. — Electro-ontogenèse, comportement et réponse conditionnée pendant la maturation cérébrale du rat. *Neuro-Psychopharmacology* ; 1961, 2 : 172-180.
- RHEINBERGER M.-B. and JASPER H.-H. — Electrical activity of the cerebral cortex in the unanesthetized cat. *Amer. Physiol.*, 1957, 119 : 186-196.
- ROFFWARG H.-P., DEMENT W., MUZIO J.-N. and FISHER C. — Dream imagery relationship to rapid eye movement of sleep. *Arch. Gene. Psychiat.*, 1962, 7 : 235-258.
- ROLDAN R.-E and WEISS T. — The cycle of sleep in the Rat (Preliminary Report). *Bol. Inst. Estud. Med. Biol., Mexico*, 1962, 20 : 155-164.
- RUCKEBUSCH Y. et BOST J. — Activité corticale au cours de la somnolence et de la rumination chez la Chèvre. *J. Physiol.*, Paris, 1961, 54 : 409-410.
- RUCKEBUSCH Y. — Activité corticale au cours du sommeil chez la Chèvre. *C.R. Soc. Biol.*, 1962, 156 : 867-870.
- Etude E.E.G. et comportementale des alternances veille-sommeil chez l'Ane. *C.R. Soc. Biol.*, 1963, 157 : 840-844.
- Recherche sur la régulation centrale du comportement alimentaire chez les Ruminants. *Thèse de Doctorat ès-Sciences*, Lyon, 1963.

- Etude comparée du sommeil physiologique chez les Equidés, Ruminants, Porcins et Carnivores adultes. *Bull. Soc. Vét. et Méd. Comp.*, Lyon, 1962 : 375-390.
- Aspects E.E.G. et manifestations somato-végétatives du sommeil chez les Ruminants. *Rev. Méd. Vét.*, 1962, **123** : 258-261.

- SHIMAZONO Y., HORIE T., YANAGISAWA Y., HORI N., CHIKAZAWA S. and SHOZUK K. — The correlations of the rythmic waves of the hippocampus with the behaviors of dogs. *Neurol. Med. Chir.*, 1960, **2** : 82-88.
- SWISHER J.-E. — Manifestations of « Activated » Sleep in Rat. *Science*, 1962, **138** : 1110.
- STEINHART P. — Der Schlaf des Pferdes. *Z. Vetermärk.*, 1937, **49** : 145-157 et 193-232.

- VALATX J.-L. — Ontogenèse des différents états de sommeil. Etude comportementale E.E.G. et polygraphique chez le chaton. *Thèse de Médecine*, Lyon, 1963.
- VERRIL A.-E. — Nocturnal and diurnal changes in the Colours of certain fishes and the squid with notes on their Sleeping habits. *Amer. J. Sci.*, 1897, **3** : 135-136.

- WEITZMANN M.-D. and ELLIOT D. — A note on the E.E.G. and eye movements during behavioral sleep in monkeys. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 1961, **31** : 790-794.
- YOSHII N. and TSUKIYAMA K. — Normal E.E.G. and its development in the white Rat. *Jap. J. Physiol.*, 1951, **2** : 34-38.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	13
CHAPITRE PREMIER.	
1. Rappel des aspects polygraphiques du sommeil physiologique chez le Chat	17
2. Rappel des structures responsables du sommeil	19
CHAPITRE II. — Le sommeil chez les Invertébrés	23
CHAPITRE III. — Le sommeil chez les Vertébrés inférieurs	29
CHAPITRE IV. — Etude polygraphique du sommeil chez les Oiseaux	39
CHAPITRE V. — Etude du sommeil chez les Ruminants ...	59
CHAPITRE VI. — Etude du sommeil chez les Equidés	67
CHAPITRE VII. — Etude du sommeil chez les Rongeurs	69
CHAPITRE VIII. — Etude du sommeil chez les Carnivores ..	81
CHAPITRE IX. — Etude du sommeil chez les Primates	83
CHAPITRE X. — Discussion générale	89
CONCLUSIONS	95
BIBLIOGRAPHIE	97

